COMMONWEALTH BUREAU OF HELMINTHOLOGY,
THE WHITE HOUSE,
103, ST. PETER'S STREET,
ST. ALBANS, HERTS.

ZOOLOGISCHER ANZEIGER

BEGRÜNDET VON

VICTOR CARUS†

FORTGEFÜHRT VON

EUGEN KORSCHELT† UND BERTHOLD KLATT†

*

HERAUSGEGEBEN VON

MANFRED GERSCH

PROFESSOR AN DER FRIEDRICH-SCHILLER-UNIVERSITÄT JENA

UND

WOLF HERRE

PROFESSOR AN DER CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL

170. BAND

MIT 224 ABBILDUNGEN, 16 TABELLEN, 2 TAFELN und 1 DIAGRAMM

1963

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT

GEEST & PORTIG K.-G. LEIPZIG

PRINTED IN GERMANY

Inhaltsübersicht

Wissenschaftliche Mitteilungen

Bahadur, J., On the so-called "Ileum" of Heteroptera. (Mit 10 Abb.) 354.

Boschwitz, D., Histological Investigation of Inherited Incomplete Albinism. 19.

Braun, R., Zur Sexualbiologie der *Theridion sisyphium*-Gruppe (Arach., Aran., Theridiidae). 91.

Casemir, H., *Maro lepidus* n. sp., eine neue Spinnenart aus der Gattung *Maro* Cambr. 1906 (Familie *Linyphiidae*). (Mit 2 Abb.) 159.

Dobroruka, L. J., Über nordchinesische Leoparden, besonders über den Namen *Panthera pardus japonensis* (Gray 1892). (Mit 6 Abb.) 164.

Flössner, D., *Scapholeberis microcephala* (Lilljeborg Ms) G. O. Sars 1890 und *Alona karelica* Stenroos 1897 (Crustacea, Cladocera) in Norddeutschland gefunden. (Mit 1 Abb.) 253.

Füller, H., Die Bedeutung der Chilopodenmorphologie für die Subcoxaltheorie. (Mit 5 Abb.) 176.

Godeanu, St., Neue und bemerkenswerte Rädertiere aus dem Bucegi-Gebirge (Süd-Karpathen) Rumäniens. (Mit 4 Abb.) 374.

Gupta, R., On *Stephanoprora nigerica* sp. nov., with a brief review of the genus *Stephanoprora* Odhner 1902 (Trematoda: Echinostomatidae). (With 3 figures) 117.

Haffner, K. von, Bemerkungen zu dem Vortrag von Siewing. 504.

Hentschel, E., Zum neurosekretorischen System der Anostraca, Crustacea (*Artemia salina* Leach und *Chirocephalus grubei* Dybowsci). (Mit 4 Abb.) 187.

Heyden, K., Zahnanomalie bei einer Zwergantilope. (Mit 15 Abb.) 197.

Hrabě, S., *Rhyacodrilus subterraneus* n. sp., eine neue Tubificiden-Art aus den Brunnen in der Umgebung von Leipzig. (Mit 7 Abb.) 249.

Kälin, J., Diskussions-Voten zur Metamerie des Wirbeltier-Kopfes. 503.

Karg, W., Systematische Untersuchung der Eviphididae Berlese, 1913 (Acarina, Parasitiformes) mit einer neuen Art aus Ackerböden. (Mit 13 Abb.) 269.

Kirsteuer, E., Zur Ökologie systematischer Einheiten bei Nemertinen. (Mit 4 Abb.) 343.

Krczal, H., *Pyemotes zwoelferi*, eine neue insektenparasitische Pyemotide aus der Schweiz. (Mit 2 Abb.) 336.

Kruppert, H. H. B., und M. P. D. Meijering, Die Beziehungen zwischen Temperatur und Hell-Dunkel-Farbwechsel bei der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.). (Mit 2 Abb.) 55.

Lehmann, W., Beiträge zum Wirtspflanzenkreis von *Aphelenchoides ritzemabosi* und zur Biologie von *Panagrolaimus rigidus*. (Mit 5 Abb.) 45.

Libosvársky, J., Zum Geschlechtsverhältnis bei der Karausche *Carassius carassius* (L.). (Mit 1 Abb. und 3 Tab.) 191.

Mehrens, S., Über die Geomenotaxis einiger Insekten. (Mit 4 Abb. und 2 Tab.) 255.

Meijering, M. P. D., siehe H. H. B. Kruppert. 55.

Mihelčič, F., Dachmoose als Lebensstätten für Tardigraden. 80.

Mihelčič, F., Beobachtungen an Tardigraden eines zerfallenden Baumstrunkes in Osttirol (Tirol). 150.

Mihelčič, F., Zur Systematik, Geografie und Ökologie der Gattung *Eremaeus* C. L. Koch. 153.

Mihelčič, F., Beitrag zur Kenntnis der Oribatidenfauna (Oribatei, Acarina) Kärntens. (Mit 6 Abb.) 230.

Mihelčič, F., Ein Beitrag zur Kenntnis der Oribatiden (Acarina) Osttirols. (Mit 4 Abb.) 240.

Müller, H.-J., Diskussionsbemerkungen zum Vortrag von Herrn Prof. Remane „Zur Homologie peripherer Nerven". 506.

Nord, H. J., Quantitative Untersuchungen an *Mus musculus domesticus* Rutty 1772. (Mit 2 Abb. und 3 Tab.) 311.

Nosek, J., Zwei neue Collembolenarten aus den Karpathen. (Mit 2 Tafeln.) 76.

Rakshpal, R., Influence of cold, drought and submergence in water on the eggs of field crickets of the genus Gryllus (Orthoptera: Gryllidae). (Mit 8 Tab.) 365.

Remane, A., Über die Homologisierungsmöglichkeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäße, Nerven) und Hohlräumen. 481.

Remane, A., Zur Metamerie, Metamerismen und Metamerisation bei Wirbeltieren. (Mit 3 Abb.) 489.

Riedl, R., Diskussionsbemerkungen zum Vortrag von Herrn Prof. Starck. 505.

Sattler, W., Die Larven- und Puppenbauten von *Diplectrona felix* McLach (Trichoptera). (Mit 1 Abb.) 53.

Schaarschmidt, L., Tarsonemiden-Studien I. (Mit 7 Abb.) 265.

Schulz, H., Enzymbestimmungen an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. (Mit 8 Abb.) 1.

Schulz, H., Histochemische Untersuchungen an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. (Mit 5 Abb.) 9.

Schulz, H., Histochemische Untersuchungen an den Pansenzotten eines Hausyaks, *Bos mutus* f. *grunniens* L. (Mit 6 Abb.) 306.

Shrivastava, S. C., Epicuticle of some Indian scorpions. 68.

Shukla, G. S., Studies on *Scolopendra morsitans* Linn. Part I: External Features and Skeleton. (Mit 20 Abb.) 131.

Siewing, R., Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. (Mit 14 Abb.) 429.

Srivastava, B. K., Male reproductive organs of *Crocothemis servilia servilia* Drury (Libellulidae: Odonata). (Mit 18 Abb.) 380.

Starck, D., Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. (Mit 12 Abb.) 393.

Starck, D., Schlußwort. 508.

Subklew, H.-J., und H. Thomaschky, Der Bewuchs an Seetonnen im Mündungsgebiet des Peenestroms. (Mit 8 Abb.) 108.

Thiede, W., Die Verbreitung des Rotschenkels, *Tringa totanus* (L.). (Mit 1 Abb.) 205.

Thiede, W., Die Verbreitung des Rotschenkels, *Tringa totanus* (L.). (Mit 4 Abb. und 1 Diagramm.) 289.

Thiel, H., Zur Entwicklung von *Triops cancriformis* Bosc. 62.

Thomaschky, H., siehe H.-J. Subklew. 108

Tuxen, S. L., Vermutete äußere Anzeichen einer Kopfsegmentierung bei den Arthropoden. (Mit 9 Abb.) 468.

Villwock, W., Genetische Analyse des Merkmals „Beschuppung“ bei anatomischen Zahnkarpfen (Pisces, Cyprinodontidae) im Auflöserversuch. (Mit 2 Abb.) 23.

Weidner, H., Zur Nomenklatur der Gallmilben (Acari: Eriophyidae). 173.

Weiser, J., Zur Kenntnis der Mikrosporidien aus Chironomiden-Larven III. (Mit 2 Abb.) 226.

Werner, Cl. F., Form und Größe des Sacculus-Otolithen (Sagitta) der Gadidae. (Mit 3 Abb.) 282.

Zicsi, A., Ein neuer Regenwurm aus der Gattung *Lumbricus* Oligochaeta. (Mit 1 Abb.) 72.

Mitteilungen

Bekanntmachung. 89.

Nachrufe. 90.

Zoologischer Anzeiger

Band 170 Januar 1963 Heft 1-2

Aus dem Institut für Haustierkunde der Neuen Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Enzymbestimmungen an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L.

Von

Helmut Schulz[1]

Mit 8 Abbildungen

(Eingegangen am 10. November 1962)

1. Problemstellung

In dieser Arbeit sollen Ergebnisse histo-enzymologischer Untersuchungen an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. mitgeteilt werden, durch die charakteristische qualitative und quantitative Unterschiede im Fermentbestand dieser beiden wichtigen am proteolytischen Nahrungsaufschluß beteiligten Verdauungsdrüsenformen aufgezeigt werden.

Bekanntlich sind die Oesophagusdrüsen bei *Rana*-Arten die bevorzugten Bildungsorte von Pepsin, während die eigentlichen Magendrüsenzellen die für die Aktivierung des Enzyms notwendige Salzsäure liefern. Es ist deshalb zu erwarten, daß sich diese Unterschiede in der Sekretqualität auch im Enzymbestand der Zellen ausdrückt. Leider ist der spezifische histochemische Nachweis des für die Sekretion bestimmten und in den Drüsenzellen lagernden Pepsins außerordentlich kompliziert und erfordert einen apparativen Bestand, der nicht in allen histologischen Labors vorhanden ist (Marshall 1954). Die Tatsache jedoch, daß Pepsin einen relativ hohen Tryptophangehalt besitzt, gibt die Möglichkeit, mit einfachen Indolreaktionen, die sogar an fixiertem Material durchgeführt werden können, Pepsin-Bildungsorte zu bestimmen (Lillie 1956, Lison 1960). Mit Hilfe dieser Methoden ist histochemisch gezeigt, daß in den Oesophagusdrüsen weitaus mehr Tryptophan — und damit wohl auch Pepsin — vorkommt, als in den Zellen der Magendrüsen (Schulz 1962). Aber nicht nur die für die Sekretion bestimmte Pepsinmenge ist in den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen verschieden, sondern auch verschiedene andere, im intrazellulären Stoffwechsel wirkende Enzyme sind in diesen beiden Drüsen in unterschiedlicher Menge enthalten und demonstrieren so die unterschiedlichen physiologischen Potenzen dieser beiden Abschnitte des Verdauungstraktes. Diese intrazellulären Enzyme sollen im folgenden behandelt werden.

[1] Dr. Helmut Schulz, Institut für Haustierkunde, Neue Universität Kiel.

2. Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangten mit Äther getötete adulte *Rana esculenta* L., denen sofort nach dem Tode der Oesophagus und der vordere Abschnitt des Magens herauspräpariert wurden. Für die Enzymuntersuchungen wurden fast ausschließlich aufgeklebte native Kryostat-Querschnitte verwendet (40 μm). Nur die Bestimmung der Carboanhydrase wurde mit frei an der Oberfläche des Inkubationsmediums schwimmenden Schnitten durchgeführt.

Folgende Enzyme wurden untersucht:

1. Cytochromoxydase nach GRÄFF (1936).[2] Kontrolle: 10^{-3} Mol *KCN* im Inkubationsmedium. Inkubationszeit: 10 min.

2. Peroxydase nach OSGOOD und WASHBURN (1928), Pseudoperoxydase nach LISON (1931). Kontrollen: Inkubation ohne Zusatz von H_2O_2. Inkubationszeit: 10 min.

3. *DOPA*-Oxydase nach LAIDLAW und BLACKBERG (1932). Kontrolle: Inkubation ohne Substratzusatz. Inkubationszeit: 10 Std.

4. Aminoxydase nach BLASCHKO und HELLMANN (1953). Kontrolle: Inkubation ohne Substratzusatz. Inkubationszeit: 10 Std.

5. Succinodehydrase nach GOEBEL und PUCHTLER (1955). Kontrolle: Vorbehandlung der Schnitte mit 10^{-3} Mol Monojodessigsäure, welche auch in gleicher Konzentration dem Inkubationsmedium zugesetzt wurde. Inkubationszeit: 90 min.

6. Alkalische Phosphomonoesterase nach GOMORI (1951) = Azomethode. Kontrolle: Inkubation ohne Substratzusatz sowie Verwendung vorher erhitzter Schnitte (Wasser 70 °C, 15 min). Inkubationszeit: 15 und 30 min.

7. Saure Phosphomonoesterase nach GROGG und PEARSE (1952) = Azomethode. Kontrolle: Zusatz von 10^{-} Mol NaF zum Inkubationsmedium. Inkubationszeit: 10 min.

8. α-Naphthylacetatesterase nach GOMORI (1951). Kontrolle: Verwendung vorher erhitzter Schnitte (Wasser von 70 °C, 15 min) und Zusatz von 10^{-5} Mol Eserin. Inkubationszeit: 1 min.

9. Cholinesterase nach KOELLE (1955) — modif. nach GOMORI (1951). Kontrolle: Zusatz von 10^{-5} Mol Eserin zum Inkubationsmedium. Inkubationszeit: 1 Std.

10. Leucinaminopeptidase nach NACHLAS, CRAWFORD und SELIGMAN (1956). Kontrolle: Verwendung vorher erhitzter Schnitte (Wasser von 70 °C, 15 min). Inkubationszeit: 1 Std.

[2] Die Arbeitsvorschriften für die angeführten histochemischen Reaktionen sind ausnahmslos dem Werke von PEARSE (1960) bzw. dem Handbuch für Histochemie entnommen. Die Aufnahme der in diesem Abschnitt angeführten Autoren in das Schrifttumsverzeichnis ist aus diesem Grunde nicht erforderlich.

11. α-Glucosidase nach Rutenberg, Lang, Goldberg und Rutenberg (1958). Kontrolle: Verwendung vorher erhitzter Schnitte (Wasser von 70 °C, 15 min). Inkubationszeit: 1 Std.

12. Glucose-6-Phosphatase nach Chiquoine (1953). Kontrolle: Verwendung vorher erhitzter Schnitte (Wasser von 70 °C, 15 min). Inkubationszeit: 15 min.

13. Carboanhydrase nach Hausler (1958). Kontrolle Zusatz von Diamox zum Inkubationsmedium. Inkubationszeit: 1 Std.

14. Amylase nach Schulz (1961). Inkubationszeit: 5 min.

Neben diesen Enzymtesten wurden ergänzend die Lipide untersucht. Hierzu wurden Kryostatschnitte mit Calcium-Formol nach Baker 24 Std. fixiert und dann mit Sudanschwarz *B* (1% in 70proz. Alkohol) behandelt (20 °C, 2 Std.). Differenzierung in Alkohol 70% (10 min). Einschluß in Glyzerin. Neutralfette wurden mit Sudan III dargestellt (Färbungsdauer 1 Std. bei 60 °C). Einschluß ebenfalls in Glyzerin.

3. Ergebnisse der Untersuchungen

Der mikroskopisch-anatomische Bau der Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana* ist in zahlreichen Arbeiten beschrieben (Krause 1923, Schulz 1962), so daß an dieser Stelle von einer nochmaligen Darstellung abgesehen werden kann. Es sollen hier nur diejenigen Strukturen zusammengefaßt werden, welche in der Oesophagus- und Magenregion von *Rana* sekretorisch tätig sind und auf die sich im wesentlichen die vorliegende Arbeit bezieht.

I. In der Oesophagusregion finden sich folgende sekretorisch tätigen Strukturen:

a) Oberflächenepithel (mukoide Schleimzellen)
b) Nebenzellen der Oesophagusdrüsen (mukoide Schleimzellen)
c) Hauptzellen der Oesophagusdrüsen (Pepsin-Bildungszellen).

II. Im Magen:

a) Zellen des Oberflächenepithels und der Foveolae gastricae (mukoide Schleimzellen)
b) Nebenzellen der Magenhauptdrüsen (mukoide Schleimzellen)
c) Hauptzellen der Magenhauptdrüsen (*HCl*-Lieferanten).

Nicht behandelt werden die von den Begleitstrukturen der Drüsen (Bindegewebe, Muskelzellen, Granulocyten usw.) gegebenen Reaktionen, eine Ausnahme ist im Falle der Kapillarversorgung der Oesophagus- und Magenregion gemacht.

1. Cytochromoxydase (Abb. 1)

Die Reaktion auf dieses Enzym ist in allen Haupt- und Nebenzellen der Oesophagusdrüsen nur sehr undeutlich, so daß in ihnen Cytochromoxydase wohl

nur in geringer Menge vorhanden ist. Im Oberflächenepithel der Oesophagusregion findet sich dagegen eine sehr viel kräftigere Reaktion, besonders im apikalen Saum über den Schleimpfröpfen der Epithelzellen. In recht großer Menge ist Cytochromoxydase jedoch in den Hauptzellen der Magendrüsen zu konstatieren. Dies dürfte mit der für die Absonderung von H-Ionen notwendi-

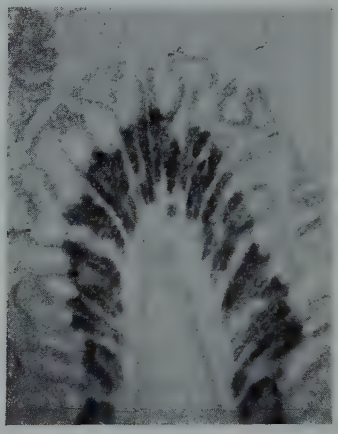


Abb. 1. Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. Cytochromoxydase-Reaktion nach Gräff. Das Enzym kommt in größeren Mengen nur in den basal gelegenen Magenhauptzellen vor

gen hohen physiologischen Leistungen der Magenhauptzellen in Zusammenhang stehen, und es ist deshalb nicht verwunderlich, daß in den Neben- und Oberflächenepithelzellen des Magens, welche keine Salzsäure bilden, fast keine Reaktion zu beobachten ist.

2. Peroxydase, 3. Dopa-Oxydase, 4. Aminoxydase

Diese Enzyme sind nicht in den sekretorisch tätigen Strukturen der Oesophagus- und Magenregion zu beobachten gewesen.

5. Succinodehydrase

Ebenso wie die Cytochromoxydase zeigt auch dieses Enzym die höchste Aktivität in den Hauptzellen des Magens; wesentlich schwächer, jedoch noch recht deutlich, reagieren die Oberflächenepithelzellen in der Oesophagusregion. Die Hauptzellen der Oesophagusdrüsen, das Oberflächenepithel der Magenregion sowie alle Nebenzellen zeigen dagegen fast keine Reaktion.

6. Saure Phosphomonoesterase (Abb. 2 u. 3)

Eine kräftige Reaktion auf saure Phosphatase kennzeichnet die Oesophagusdrüsen-Hauptzellen gegenüber allen anderen Gewebsbestandteilen der untersuchten Regionen. Wesentlich schwächer ist dagegen der Reaktionsausfall in den Zellen des Oesophagusoberflächenepithels. In den Zellen der Magenregion (Oberflächenepithel und Magenhauptdrüsen) ist die Reaktion auf saure

Phosphatasen noch geringer, aber immer noch deutlich positiv. Die Nebenzellen der Oesophagus- und Magenhauptdrüsen zeigen dagegen nur eine geringe Anfärbung.

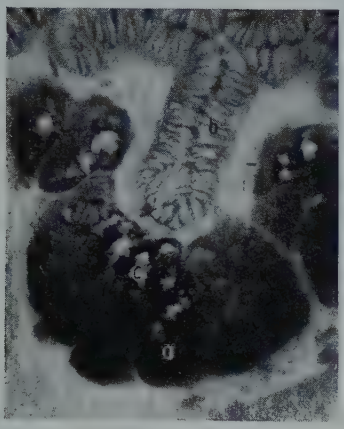


Abb. 2

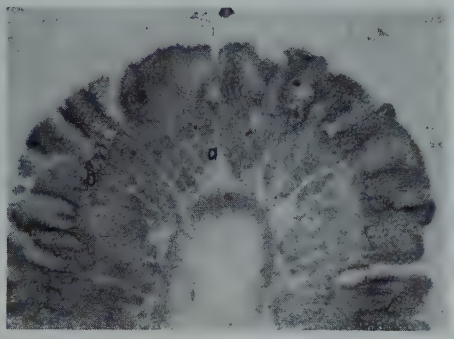


Abb 3

Abb. 2. Saure Phosphomonoesterase in der Oesophagusregion. Der kräftigste Reaktionsausfall ist in den Hauptzellen der Oesophagusdrüsen zu beobachten (*a*), das Oberflächenepithel ist wesentlich weniger aktiv (*b*), und die Nebenzellen (*c*) zeigen fast gar keine Reaktion

Abb. 3. Saure Phosphomonoesterase in der Magenregion. Alle drüsigen Elemente [Hauptzellen (*a*), Nebenzellen (*b*) und Oberflächenepithelzellen] zeigen nur einen recht schwachen Reaktionsausfall

7. Alkalische Phosphomonoesterase

Das Vorkommen dieses Enzyms ist auf die Gefäßkapillaren beschränkt: in den übrigen Gewebsbestandteilen der Oesophagus- und Magenregion ist es dagegen nicht festzustellen. Hervorzuheben ist, daß die Kapillarversorgung des Oberflächenepithels der Oesophagusregion mit phosphatasehaltigen Gefäßen wesentlich besser ist als die der Magenregion. Während die Kapillaren in der Oesophagusregion in großer Zahl bis dicht unter das Oberflächenepithel aufsteigen, fehlt Phosphatase in den Endothelzellen der Kapillaren in den entsprechenden Schichten der Magenwand fast vollständig.

8. α-Naphthylacetatesterase (Abb. 4 u. 5)

Schon nach einer Inkubationszeit von weniger als einer Minute ist im Oberflächenepithel der Oesophagus- und Magenregion eine recht starke Esterase-Aktivität festzustellen, wobei hier das Reaktionsprodukt eine leuchtend rot-violette Färbung annimmt. Diese ist nicht nur auf den plasmatischen Teil der Zellen beschränkt, sondern sie ist auch im Schleimteil der Zellen zu beobachten. Die Hauptzellen der Oesophagus- und Magendrüsen reagieren etwas schwächer als die Epithelzellen, und das Reaktionsprodukt hat in ihnen eine mehr schwarz-violette Färbung. Durch Eserin wird die Reaktion nicht beeinträchtigt, so daß sie auf dem Vorkommen von Aliesterasen beruhen dürfte.

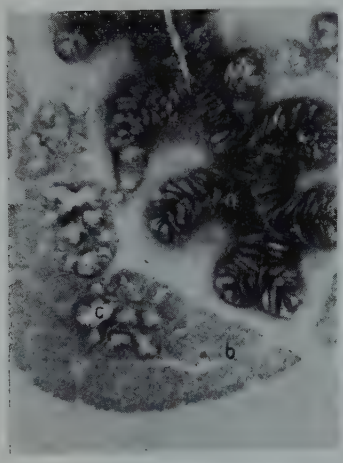


Abb. 4

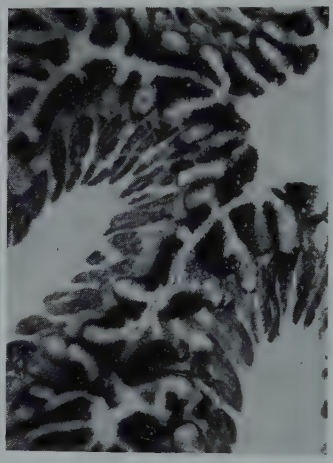


Abb. 5

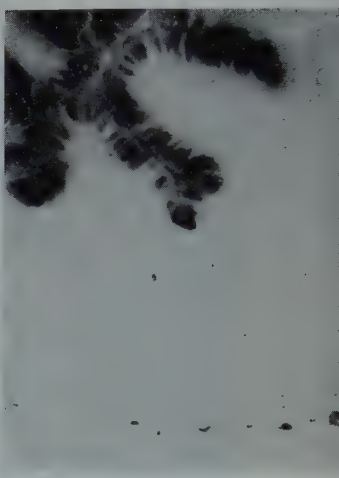


Abb. 6

Abb. 4. α-Naphthylacetatesterasen in der Oesophagusregion. Die weitaus höchste Aktivität ist in den Oberflächenepithelzellen vorhanden (*a*), wesentlich weniger aktiv sind die Hauptzellen (*b*). Die plasmatische Partie der Nebenzellen (*c*) zeigt demgegenüber wieder eine verstärkte Reaktion. Da aber der Schleimteil dieser Zellen keine Reaktion aufweist, erscheinen die Zellen als helle Blasen

Abb. 5. α-Naphthylacetatesterase in der Magenregion. Der stärkste Reaktionsausfall findet sich im Oberflächenepithel. Viel geringer ist die Aktivität der Hauptzellen. Die Nebenzellen erscheinen wie in Abb. 4 als helle Blasen

Abb. 6. Cholinesterase in den Oberflächenepithelzellen der Oesophagusregion

9. Cholinesterasen (Abb. 6)

Bei Verwendung von Acetylthiocholin als Substrat färben sich neben zahlreichen Nervenfasern auch die Epithelzellen in der Oesophagusregion. Diese Reaktion beruht wohl auf der Anwesenheit von Cholinesterase, da schon bei Zusatz von nur 10^{-5} Mol Eserin zum Inkubationsmedium weit über 50% der Aktivität gehemmt werden.

10. Leucinaminopeptidase

Dieses Enzym ist in den sekretorisch wirkenden Strukturen der Oesophagus- und Magenregion nur in sehr geringen Mengen vorhanden und übertrifft nicht die z. B. in der Muskulatur der gleichen Region vorhandene Enzymmenge.

11. α-Glucosidase, 12. Glucose-6-Phosphatase

Diese beiden Enzyme sind nicht festzustellen gewesen.

13. Carboanhydrase

Da in den Zellen der Magenhauptdrüsen des Frosches Salzsäure gebildet wird, ist ein Vorkommen von Carboanhydrase in diesen Zellen zu erwarten, nicht dagegen in den Zellen der Oesophagusregion, denen die Bildung von HCl

nicht zukommt. In der Tat spiegeln sich diese mit physiologischen Methoden ermittelten Verhältnisse in den histologischen Präparaten weitgehend wider. Die Drüsenendstücke der Magenhauptdrüsen besitzen einen hohen Carboanhydrasegehalt; in den Hauptzellen der Oesophagusdrüsen und übrigen sekretorisch tätigen Strukturen fehlt dagegen das Enzym fast vollkommen.

14. α-Amylase

Schnitte durch den Oesophagus von *Rana esculenta* L., welche mit gelöster Stärke in Kontakt gebracht werden, zerlegen diese in kürzester Zeit so weit, daß die Jodprobe negativ verläuft. Besonders aktiv ist das Oberflächenepithel im Oesophagus, aber auch die Hauptzellen der Oesophagusdrüsen lassen eine recht starke Aktivität erkennen.

15. Lipide (Abb. 7 u. 8)

Um zu prüfen, ob eine einfache Beziehung besteht zwischen dem beobachteten Gehalt an hydrolytischen Enzymen und den in den Zellen enthaltenen Lipiden, sind Teste auf den Gesamtlipidgehalt durchgeführt. Hierbei ergibt sich folgendes Bild: Alle sekretorisch tätigen Strukturen der Magen- und Oesopha-

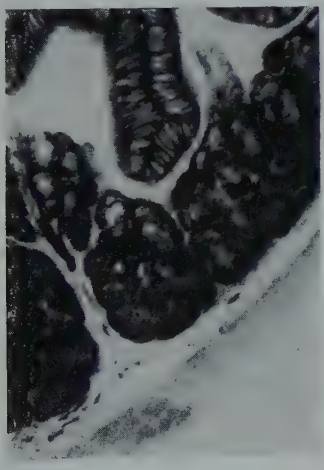


Abb. 7

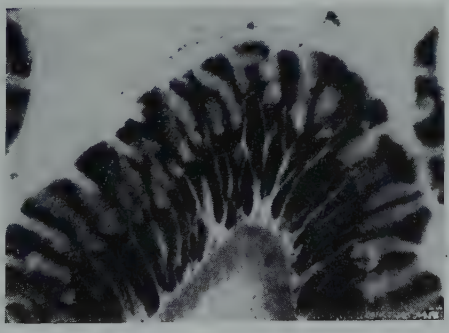


Abb. 8

Abb. 7. Lipide in der Oesophagusregion (Sudanschwarz *B*). Besonders die Hauptzellen zeigen einen hohen Lipidgehalt. Weniger lipidhaltig sind die Oberflächenepithel- und Nebenzellen
Abb. 8. Lipide in der Magenregion. Die Drüsenendstücke sind sehr lipidreich, weniger stark ist die Reaktion in den Oberflächenepithel- und Nebenzellen

gusregion sind recht lipidreich und lassen sich in kurzer Zeit mit Sudanschwarz B anfärben. Besonders stark reagieren die Hauptzellen der Magendrüsen, aber auch in den Oesophagusdrüsen-Hauptzellen sind Lipide in großer Menge zu finden. Weniger stark sind sie dagegen in den Oberflächenepithelzellen von Oesophagus und Magen vertreten. Durch Anfärben mit Sudan III zeigt es sich, daß ein Teil dieser Lipide als Neutralfett vorliegt. Vergleicht man nunmehr den Lipidgehalt der Zellen mit dem Gehalt an saurer Phosphatase

oder α-Naphthylacetatesterase, so wird deutlich, daß eine einfache quantitative Relation zwischen diesen Enzymen und den Lipiden nicht besteht. So ist z. B. das Oberflächenepithel Esterase-haltiger als die Hauptzellen in den Oesophagus- und Magendrüsen, der Lipidgehalt ist jedoch umgekehrt in den Drüsen höher als im Oberflächenepithel. Ebenso deutlich wie Esterase- und Lipidgehalt divergieren, ist auch eine lineare Beziehung zwischen Phosphatase- und Lipidgehalt nicht gegeben. Während z. B. in den Hauptzellen der Oesophagusdrüsen ein hoher Phosphatasegehalt einem relativ niedrigen Esterasegehalt gegenübersteht, finden sich in den Hauptzellen der Magendrüsen neben relativ geringen Mengen Phosphatase ebenfalls recht geringe Mengen von Esterase.

IV. Diskussion und Zusammenfassung

Es wurden die Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. histochemisch auf ihren Enzymbestand untersucht, um Unterschiede im Fermentspektrum dieser beiden am proteolytischen Aufschluß der Nahrung beteiligten Drüsenformen aufzuzeigen. Zu diesem Zwecke wurden Teste auf 14 Enzyme durchgeführt. In den sekretorisch tätigen Strukturen (Oberflächenepithel und Drüsenendstücke) fanden sich sechs Enzyme: Cytochromoxydase, Succinodehydrase, saure Phosphomonoesterase, α-Naphthylacetatesterase, Carboanhydrase und α-Amylase. Cytochromoxydase, Succinodehydrase und Carboanhydrase waren in ihrem Vorkommen fast ausschließlich auf die Hauptzellen der Magendrüsen beschränkt und zeigten in dieser Kombination, daß die HCl-Produktion im Magen von *Rana* auf den eigentlichen Magen beschränkt ist. Saure Phosphatase kommt in überragender Menge in den Hauptzellen der Oesophagusdrüsen vor und erweist so einen weiteren Unterschied zwischen den Hauptzellen der Oesophagus- und Magendrüsen. Es ist in diesem Zusammenhang hervorzuheben, daß saure Phosphatase bei den Mammalia ebenfalls besonders gehäuft in den Pepsin liefernden Hauptzellen des Magens und nicht in den HCl-sezernierenden Belegzellen vorkommt. Möglicherweise besteht eine engere Beziehung zwischen der Pepsinproduktion und dem Phosphatasegehalt, da bei *Rana* Orte mit hohem Tryptophangehalt gleichzeitig Stellen starker Phosphataseaktivität sind (Schulz 1962).

Esterase kommt in besonders aktiver Form bei *Rana* im Oberflächenepithel von Oesophagus und Magen vor, während die eigentlichen Drüsenendstücke wesentlich weniger von diesen Enzymen besitzen. Es besteht aber nicht nur ein Aktivitätsunterschied zwischen Oberflächenepithel und Drüsenendstück, sondern auch der Esterasebestand der Epithelzellen in der Oesophagusregion ist von den des Magenepithels verschieden, was besonders im Cholinesterasegehalt zu erkennen ist.

V. Schrifttum

Arvy, L.: Données histochimiques sur la répartition des activités phosphomonoestérasiques acides et estérasiques non spécifiques chez quelques batraciens urodeles. C. R. Ass. Anat. Lisbonne, **43** (1956) 156–164.

Arvy, L.: Histochemie des enzymes impliques dans la digestion, dans la série animale. Handb. d. Histochemie, VII/2. G. Fischer, Stuttgart 1962.
— et M. Gabe: Données histochimiques sur la répartition des activités phosphatasiques alcalines chez quelques batraciens. Arch. Biol. **64** (1953) 113—131.
Berg, G. G.: Inorganic polyphosphatase in the developing frog. J. Cell. Comp. Physiol. **45** (1955) 430—462.
Krause, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen, III. Amphibien. Berlin u. Leipzig, W. de Gruyter (1923).
Lillie, R. D.: The histochemical demonstration of indol derivates by the post-coupled p-dimethyl-aminobenzylidene reaction. J. Histochem. Cytochem. **5** (1956) 279—296.
Lison, L.: Histochemie et Cytochemie Animales. Gauthiers-Villars, Paris 1960.
Marshall, G. G.: Distribution of chymotrypsinogen, procarboxypeptidase, desribonuclease and ribonuclease in the bovine pancreas. J. Exper. Cell. Res. **6** (1954) 240—242.
Schulz, H.: Zur Kenntnis der Cardiadrüsen im Magen der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. **166** (1961) 99—133.
— Histochemische Untersuchungen an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. Zool. Anz. (1962).

Aus dem Institut für Haustierkunde der Neuen Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Histochemische Untersuchungen an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L.

Von
Helmut Schulz[1, 2]

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 12. Februar 1962)

Problemstellung

Die Grundzüge des mikroskopisch-anatomischen Baues des Vorderdarmes und Magens der Rana-Arten sind durch die Arbeiten von Partsch (1877), Ecker-Wiedersheim (1904), Oppel (1896), Krause (1923) u. a. m. gut bekannt. Die Frage jedoch, ob die in den Oesophagus einmündenden großen Oesophagusdrüsen lediglich abgewandelte, cardial gelegene Magenhauptdrüsen sind oder ob sie Verdauungsdrüsen sui generis darstellen, ist zwar vielfach diskutiert, aber nicht endgültig geklärt (s. Langley 1881, Oppel 1896, Ecker-Wiedersheim 1904, Krause 1923, Machan 1935). In den bisherigen Diskussionen spielen strukturelle Untersuchungen eine besondere Rolle, sie werden durch physiologische Beobachtungen ergänzt. In der vorliegenden Arbeit sollen histochemische Befunde an den Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta* L. mitgeteilt werden, um Unterschiede in der Sekretzusammensetzung dieser beiden Drüsenformen aufzuzeigen und so die Diskussionsbasis um die Frage der Homologie der Amphibien-Oesophagusdrüsen zu verbreitern.

[1] Dr. Helmut Schulz, Institut für Haustierkunde der Neuen Universität Kiel.
[2] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangten adulte ♂♂ und ♀♀ von *Rana esculenta* L. Tötung: Chloroform. Fixierung: Carnoy. Übersichtsfärbungen: H.-E., Azan, Methylgrün-Pyronin. Histochemische Reaktionen und Färbungen: PAS nach McManus, BTS nach Shimizu und Kumanoto, Casella-Schiff nach Casella, Aldehydfuchsin (mit und ohne Oxydation) nach Gomori, Astrablau nach Steedman, Alkalische Tetrazolmethode nach Barrnett und Seligman, RSR-Reaktion nach Bennett, Joyet-Lavergne-Reaktion, Rosindolreaktion nach Glenner, Tetrazoniumreaktion nach Burstone, Molybdänhämatoxylin nach Held, Anilinblau, Hämatoxylin nach Delafield.

Histologische Befunde

Die Oesophagusdrüsenregion des Magen-Darmtraktes von *Rana esculenta* L. wird beherrscht von den mächtig entwickelten Oesophagusdrüsen (Abb. 1), welche einmal grobgranulierte, Pepsin absondernde Drüsenzellen enthalten, zum anderen aber auch eine große Anzahl von mukoiden Schleimzellen aufweisen, die sich besonders in der Region der Drüsenausführgänge konzentrieren und Nebenzellen der Oesophagusdrüsen genannt werden. Letztere münden fast ausschließlich am Grunde tiefer, mit Flimmerepithel und Schleimzellen ausgekleideter Längsfalten und Grübchen in das Oesophaguslumen ein. Gestützt und

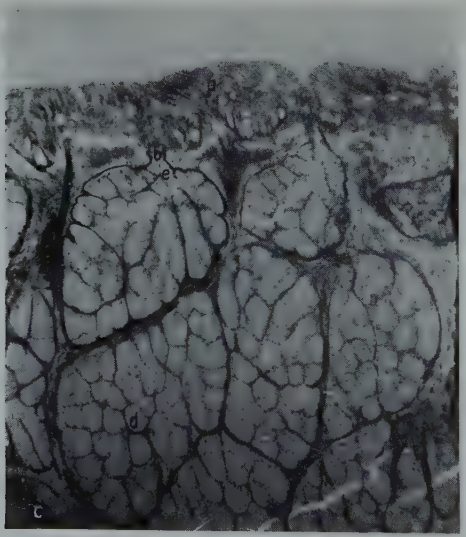


Abb. 1

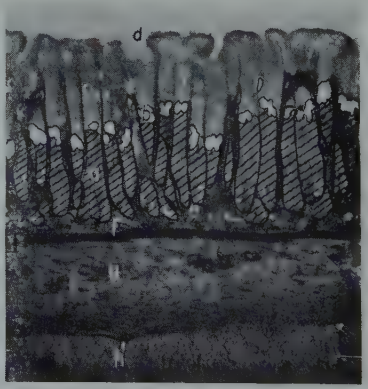


Abb. 2

Abb. 1. Längsschnitt durch ein Oesophagusdrüsenlager von *Rana esculenta* L. *a* = Zone des Oberflächenepithels und der Magengrübchen, *b* = Drüsenausführgang, *c* = Bindegewebskapsel, *d* = Hauptzellen, *e* = mukoide Nebenzellen. Vergr. 75×

Abb. 2. Längsschnitt durch die Magenhauptdrüsenregion von *Rana esculenta* L. *a* = Zone der Drüsen-Hauptzellen, *b* = Nebenzellen, *c* = Region der Magengrübchen, *d* = Oberflächenepithel, *e* = Lamina propria mucosae, *f* = Lamina muscularis mucosae, *g* = Tunica submucosa, *h* = Tunica muscularis. Vergr. 75×

umgeben sind diese Oesophagusdrüsen von kollagenen Bindegewebsmassen, welche ihrerseits von starken Muskellagen eingefaßt werden.

Die Magenhauptdrüsen-Region trägt in typischer Ausbildung Hauptdrüsen (Plenk 1931), welche aus Salzsäure-liefernden Hauptzellen, mukoiden Nebenzellen, Magengrübchen- und Oberflächenepithelzellen bestehen. Basal schließen sich die Lamina propria mucosae, die L. muscularis mucosae, die Tunica submucosa, die T. muscularis und die T. serosa an (Abb. 2).

Die sogenannten Pylorusdrüsen sind ähnlich gebaut wie die Hauptdrüsen, es fehlen ihnen lediglich die Hauptzellen an der Basis der Drüsenschläuche, so daß die „Pylorusdrüsen" beim Frosch in Wirklichkeit nichts anderes darstellen als in ihrem Basalteil reduzierte Hauptdrüsen (Abb. 3 und 4).

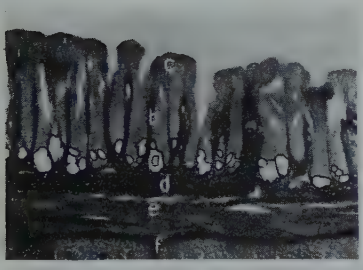


Abb. 3

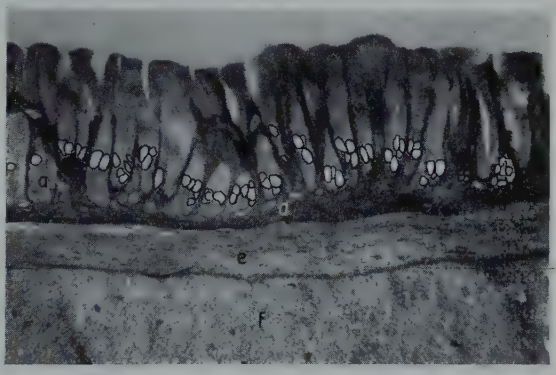


Abb. 4

Abb. 3. Längsschnitt durch die „Pylorusregion" von *Rana esculenta* L. *a* = Nebenzellen, *b* = Region der Magengrübchen, *c* = Oberflächenepithel, *d* = Lamina propria mucosae, *e* = Tunica submucosa, *f* = Tunica muscularis. Vergr. 75×

Abb. 4. Längsschnitt durch die Übergangsregion zwischen der Haupt- und „Pylorus"-Drüsenregion im Magen von *Rana esculenta* L. *a* = Magen-Hauptdrüsen, *b* = „Pylorus"-Drüsen, *c* = Nebenzellschicht, *d* = Tunica mucosa, *e* = Tunica submucosa, *f* = Tunica muscularis. Vergr. 75×

Histochemische Befunde

A. Polysaccharide

PAS, BTS und Casella-Reaktion: Nach Oxydation mit Perjodsäure oder Bleitetraazetat zeigen die Oesophagusschleim- und Magenepithelzellen eine außerordentlich kräftige Reaktion mit Schiffschem Reagens. In den Nebenzellen der Oesophagus- und Magenhauptdrüsen fällt dagegen die Reaktion viel schwächer aus. Die Hauptzellen beider Drüsenformen schließlich reagieren durchweg nur schwach oder gar nicht.

Die PAS- und BTS-positiven Strukturen reagieren auch nach Oxydation mit saurer $KMnO_4$-Lösung stark positiv, aber in der Regel schwächer als nach Perjodsäure- und Bleitetraazetat-Behandlung. Zusätzlich reagieren aber bei dieser Casella-Reaktion auch die Oesophagus-Drüsenhauptzellen recht stark positiv.

Astrablau-Methode: Saure Mukolpolysaccharide sind nur in geringer Menge vorhanden, wie aus der schwachen Anfärbung nur weniger Strukturen nach Einwirkung von essigsaurer Astrablau-Lösung hervorgeht. Lediglich die Oberflächenepithelzellen von Magen und Oesophagus zeigen eine deutliche Reaktion. Entsprechend dem geringen Gehalt an sauren Gruppen in den Drüsenzellen fällt auch die früher für ihre Lokalisierung gebrauchte Anfärbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD nur schwach bis mittelstark aus. Die für mukoide Schleime charakteristische Rotfärbung durch Molybdänhämatoxylin nach HELD ist sowohl in den Nebenzellen der Magenhaupt- und Oesophagusdrüsen als auch in den Hauptzellen der Oesophagusdrüsen sehr kräftig. Die meisten Hauptzellen des Magens färben sich zwar ebenfalls metachromatisch rot, aber diese Färbung ist nur schwach bis höchstens mittelstark und viele Zellen nehmen gar keine Farbe an. Durch das die mukoiden Zellen gut anfärbende Anilinblau (HARMS 1958, ROMEIS 1948) werden vorzugsweise die Zellen des Magen- und Oesophagusepithels sowie die Nebenzellen der Oesophagusdrüsen kräftig blau gefärbt. Die ebenfalls mukoiden Nebenzellen des Magens werden dagegen nicht tingiert. Die Hauptzellen des Magens nehmen dagegen den Farbstoff gut an.

Aldehydfuchsin-Methode: Aldehydfuchsin ohne vorherige Oxydation erbringt im Oberflächenepithel der Magen- und Oesophagusregion einen zwar geringen aber dennoch recht deutlichen Reaktionsausfall, der auf das schon erwähnte Vorkommen von sauren Gruppen in diesen Strukturen zurückzuführen ist. Nach $KMnO_4$-Einwirkung wird diese Reaktion sehr verstärkt und es färben sich zusätzlich die Zellen der Foveolae gastricae, die Neben- und besonders die Hauptzellen der Oesophagusdrüsen an. Die Hauptzellen des Magens zeigen dagegen auch nach der Oxydation nur einen unwesentlichen Anstieg der Affinität zum Aldehydfuchsin. Bekanntlich färben sich die Pepsin liefernden Hauptdrüsenzellen im Säugetiermagen nach Oxydation ebenfalls mit Aldehydfuchsin an. Die Tatsache, daß Pepsin bei *Rana* vorwiegend von den Oesophagusdrüsen sezerniert wird, und daß die Aldehydfuchsin-Reaktion mit der Verteilung dieses Fermentes weitgehend übereinstimmt, macht es wahrscheinlich, daß das Pepsin auch in diesem Falle die Reaktionsgrundlage für die Aldehydfuchsinfärbung ist.

B. Aminosäuren

Alkalische Tetrazolmethode: Diese im wesentlichen Cystin, Cystein, reduzierende Zucker und einige Lipoide bzw. Lipofuscin anzeigende Reaktion (LIPP 1954, PEARSE 1960) fällt in den Hauptzellen der Oesophagus- und Magendrüsen sehr kräftig aus. Beide Hauptzellensorten färben sich dunkelrot, wobei die Magenhauptzellen als erste ihr Farbmaximum erreichen, während die Oesophagusdrüsen erst etwas später ihre kräftige Färbung erlangen. Dunkelblau bis blaurot ist der Formazanniederschlag in den Oberflächen- und Magengrübchenepithelzellen, wobei die Sekretteile dieser Zellen einen sehr viel geringeren Reaktionsausfall aufweisen als die basalen plasmatischen Bezirke. Durch Nachbehandlung mit absolutem Alkohol läßt sich der rote Farbniederschlag leicht

aus den Schnitten entfernen (Extraktionsdauer 5 min. bei 20 °C), während die blauen Formazanniederschläge sehr viel widerstandsfähiger sind. Extraktion mit Methanol-Chloroform (1:1, 60 °C, 2 Std.) vor der Inkubation mindert die Reaktionsstärke nur wenig, so daß die Reduktion des Tetrazolblau nicht durch Lipide, sondern durch Cystin-Cystein oder reduzierende Zucker hervorgerufen sein dürfte. Unterstützt wird diese Aussage durch die Tatsache, daß Sudanschwarz *B* und Sudan III ebenfalls nur eine geringe Anfärbung der Drüsenstrukturen ergeben.

RSR-Reaktion: Entparaffinierte Schnitte ohne spezielle Behandlung färben sich in (Propanol-gelöstem) RSR-Reagens schon nach einer Stunde recht kräftig an; nach 24 Stunden ist die maximale Reaktionsstärke erreicht. Es fallen dann die besonders kräftig gefärbten Hauptzellen der Magenhauptdrüsen auf. Weniger stark lagern die Oberflächenepithelzellen, alle Neben- und die Hauptzellen der Oesophagusdrüsen das Reagens an. Durch Vorbehandlung mit Monojodessigsäure (0,1 mol, 20 °C, 15 Std.) kann die RSR-Reaktion vollkommen unterdrückt werden, wodurch sichergestellt ist, daß in den untersuchten Drüsenelementen freie SH-Gruppen in größerer Zahl vorhanden sind. Reduktion mit Thioglykolsäure verstärkt die Reaktion in fast allen Zellen auf etwa das Doppelte, in den Hauptzellen der Oesophagusdrüsen und den Oberflächen- und Magengrübchenepithelzellen ist sogar eine noch weitergehende Steigerung zu erkennen, woraus zu ersehen ist, daß hier vorwiegend SS-Gruppen vorhanden sind.

KCN-Einwirkung (10%, 5 min) erbrachte nur eine sehr geringe Steigerung des Reaktionsausfalles. Der SH-Nachweis nach Joyet-Lavergne war positiv: die Flüchtigkeit der Reaktion sowie die starke Diffusion des Reaktionsproduktes ließen jedoch keine präzise Lokalisierung zu. Danielli-Reaktion: Durch die Tetrazotierungsreaktion nach Danielli sind aromatische Aminosäuren in fast allen Gewebsbestandteilen nachzuweisen gewesen. Dieser Befund ist vor allem für die Charakterisierung der abgesonderten Schleime wichtig, zeigt die Reaktion doch, daß die mit PAS nachgewiesenen Polysaccharide mit einiger Wahrscheinlichkeit an Eiweiße gebunden sind und dementsprechend den Mukoproteiden zuzurechnen sind. Benzoylchlorid blockiert in vielen Strukturen die Reaktion weitgehend. Ausgenommen hiervon sind jedoch die Zellkerne, die Epithelzellen der Magenoberfläche und der Foveolae gastricae sowie die Nebenzellen der Oesophagusdrüsen. Die Nebenzellen der Magenhauptdrüsen zeigen nach Einwirkung von Benzoylchlorid jedoch keine Reaktion mehr.

Indolreaktion nach Glenner: Die wichtigste Aufgabe der Hauptdrüsenregion der Säugetiere ist die proteolytische Spaltung von Eiweiß. Das im Magen der Säugetiere gebildete Pepsin bzw. Pepsinogen besitzt bekanntlich einen hohen Tryptophangehalt, der es ermöglicht, auf histochemischem Wege bei Mammaliern die Bildungsstellen von Pepsin und anderen proteolytischen Enzymen z. B. von Trypsin und Chymotrypsin im Magen-Darmtrakt zu erkennen (Lison 1960).

Es sind zwar auch in anderen Gewebskomponenten z. T. recht hohe Tryptophangehalte festzustellen, diese finden sich jedoch in der Regel nicht im Bereich

des Magen-Darmkanales, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist, so daß irgendwelche Schwierigkeiten in der Lokalisation von Pepsin im Verdauungstrakt nicht auftreten (eine ausführliche Zusammenstellung in bezug auf den Indolgehalt von Geweben findet sich bei GLENNER u. LILLIE 1957).

Tabelle 1

Tryptophangehalt von Geweben und Gewebsflüssigkeiten verschiedener Vertebraten geordnet nach ihrem Prozentgehalt an dieser Aminosäure (zusammengestellt nach RAUEN 1956)

Lysozym	10,6	Myosin (Rind)	1,3
Chymotrypsinogen[1]	5,6	Myosin (Fisch)	1,3
Avidin	5,4	Livetin (Eidotter)	1,3
Fibrin	3,3	Lactationshormon	1,2
Carboxypeptidase	3,2	Casein (gesamt)	1,2
Hühnerei (Conalbumin)	3,0	Hühnerei (Ovalbumin)	1,2
-Globulin (Mensch)	2,9	Vitellin (Eidotter)	1,1
Lytischer Protein II	2,7	Ovomucoid	0,3
Myoglobin (Wal)	2,6	Menschenplasma	0,2
Milch (Kuh)	2,5	Kollagen (Achillessehne)	
Bence-Jone-Protein	2,5	Kollagen (Achillessehne)	
Pepsin	2,4	(Schaf)	0,01
Myoglobin (Pferd)	2,3	Kollagen (Achillessehne)	
Aldolase-Myogen A (Kaninchen)	2,3	(Schwein)	0,01
Thyreoglobulin (Rind)	2,1	Kollagen (Achillessehne)	
Dehydrogenase-Triosephosphat		(Rind)	0,01
(Kaninchen)	2,1	Prokollagen (Rinderhaut)	0,0
-Globulin (Mensch)	2,0	Kollagen (Achillessehne)	0,0
Phosphorylase	2,0	Kollagen (Rinderhaut)	0,0
-Lactoglobulin	1,9	Insulin (Rind)	0,0
-Globulin (Mensch)	1,9	Rattenleber-Histon	0,0
Wolle	1,8	Kalbsthymus-Histon	0,0
Hämoglobin (Pferd)	1,7	Gelantine	0,0
Casein	1,6	Elastine	0,0
		Salmin	0,0

[1] Proteolytische Enzyme sind kursiv gesetzt.

Es ist nunmehr zu prüfen, ob auch im Magen-Darmtrakt der Anuren die Indolreaktion für die Lokalisation von Pepsinbildungsorten verwendet werden kann. Diese Frage ist nicht a priori positiv zu beantworten, da die Bildung von Pepsin in Säugetier- und Froschmagen unter sehr verschiedenen Bedingungen abläuft. Während beim Säuger die zur Aktivierung des Pepsinogens notwendige Salzsäure getrennt vom Pepsinogen in den Belegzellen gebildet wird, erfolgt beim Frosch die Bildung des Pepsinogens und der Salzsäure in ein und derselben Zelle. Die histochemische Rosindol-Reaktion auf Indole, und damit auch praktisch auf Tryptophan, zeigt, daß die Hauptzellen im Magen von *Rana esculenta* L., besonders an der Basis der Drüsenschläuche, viel Tryptophan enthalten. In den Oesophagusdrüsen sind jedoch erheblich größere Mengen dieser Aminosäure zu finden. Sie übertrifft in den Oesophagusdrüsen die in den Hauptzellen des Magens vorhandenen Tryptophananteile um ein Vielfaches (s. auch Abb. 5).

Dieser Befund stimmt vollkommen überein mit den Ergebnissen physiologischer Untersuchungen, nach denen in den Oesophagusdrüsen sehr viel mehr Pepsin gebildet wird als in den Hauptzellen des Magens (s. BIEDERMANN 1911). Die Reaktionsstärke in den übrigen Gewebsbestandteilen der Oesophagus- und Magenregion ist in der Regel wesentlich geringer als in den das proteolytische Enzym sezernierenden Drüsenzellen. Im übrigen entsprechen die Reaktionsaus-

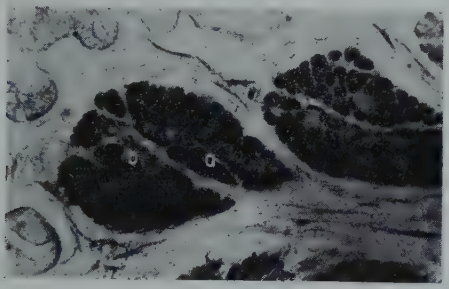


Abb. 5. Querschnitt durch die Oesophagusdrüsen von *Rana esculenta* L. nach der Rosindolreaktion auf Indolderivate. *a* = Hauptzellen mit hohem Tryptophangehalt, *c* = mukoide Nebenzellen mit geringem Tryptophangehalt. Vergr. 75×

fälle in den verschiedenen Gewebskomponenten vollkommen den Erwartungen: Hämoglobin, Globuline des Blutes und Muskulatur sind stark positiv, kollagenes Bindegewebe ist dagegen vollkommen tryptophanfrei (s. Tab. 2).

Tabelle 2

Relativer Tryptophangehalt in den verschiedenen Gewebsbestandteilen des Magen-Darmkanals von *Rana esculenta* L.

Oesophagusdrüsen (Hauptzellen)	++++	Zeichenerklärung:
Magenhauptdrüsen (Hauptzellen)	+++	++++ = sehr starke Reaktion
Epithelzellen des Oesophagus	++	+++ = starke Reaktion
Epithelzellen der Magenoberfläche	++	++ = mäßig starke Reaktion
Epithelzellen der Magengrübchen	++	+ = schwache Reaktion
Muskulatur	++ bis ++++	(±) = Spuren
Kollagenes Bindegewebe	0	0 = kein Reaktionsausfall
Blutgefäße (Blut + Plasma)	+++	
Nebenzellen der Magenhauptdrüsen	0	
Nebenzellen der Oesophagusdrüsen	(±)	
Becherzellen der Oesophagusregion	0	
Zellkerne	0	

Die Rosindolreaktion erlaubt es demzufolge, bei *Rana*, ebenso wie bei Säugern, Pepsinproduktionsorte fast selektiv darzustellen. Außerdem können aus der Reaktionsstärke Rückschlüsse quantitativer Art auf die Verteilung dieses Enzymes gezogen werden.

Diskussion

Obgleich der mikroskopisch-anatomische Grundaufbau der Oesophagus- und Magenhauptdrüsen, wie dargestellt wurde, nur wenig voneinander abweicht, ist dennoch eine terminologische Unterscheidung beider Drüsenformen allgemein gebräuchlich. Diese begriffliche Trennung der Oesophagusdrüsen von den Magendrüsen (OPPEL 1896) wäre gerechtfertigt, wenn keinerlei Übergangsformen zwischen ihnen bestehen. Im Gegensatz zu OPPEL heben aber andere Autoren, so z. B. PARTSCH (1877) und MACHAN (1935) hervor, daß zwischen den Oesophagus- und Magendrüsen lückenlose Übergänge vorhanden sind. In diesem Falle wäre eine terminologische Trennung der Oesophagus- von den Magenhauptdrüsen nicht gerechtfertigt, es sei denn, daß grundlegende funktionelle Unterschiede zwischen diesen beiden Drüsenformen beständen. Als Ausdruck unterschiedlicher Funktionen darf die voneinander abweichende Zusammensetzung der Drüsensekrete gewertet werden. Die Unterschiede können sowohl quantitativer Art, was sich in einer differierenden Reaktionsstärke bei histochemischen Testen manifestiert, als auch qualitativer Art sein, indem die eine Drüsenzelle Sekretbestandteile enthält, welche im Sekret der anderen Drüse fehlen.

Deutliche Unterschiede zeigten sich zwischen den Oesophagus- und Magendrüsen-Hauptzellen von *Rana* bei der Casella-, Aldehydfuchsin-, Rosindol- und RSR-Reaktion, sowie bei der Färbung mit Anilinblau und Hämatoxylin nach HELD. Auch die Reaktionen der Nebenzellen beider Drüsen weichen z. T. wesentlich voneinander ab, so bei der Danielli-Reaktion ohne vorausgehende Oxydation und der Anilinblau-Färbung.

Die Sekretzusammensetzung ist nach diesen histochemischen Befunden in beiden Drüsenformen durchaus verschieden, wobei besonders zu berücksichtigen ist, daß den verwendeten einfachen Kennreaktionen z. T. wesentliche physiologisch wirksame Reaktionen zugrunde liegen, so z. B. bei der Tryptophanreaktion, durch welche das Vorkommen von Pepsin angezeigt wird.

Die histochemischen Befunde erweisen somit wesentliche Unterschiede in der Sekretzusammensetzung der Oesophagus- und Magendrüsen. Die bisher übliche begriffliche Unterscheidung besteht zu Recht, obgleich gleitende strukturelle Übergänge zwischen diesen beiden Drüsenformen bestehen. Weiterhin ist aber auch aus den Versuch zu ersehen, daß auch an fixiertem Material mit den neueren histochemischen Methoden Aussagen über die physiologische Potenz von Geweben gemacht werden können, die mit den klassischen Methoden der Histologie nicht hätten gemacht werden können, was für die Bearbeitung schwer beschaffbaren, fixierten Materials von großem Wert ist.

Zusammenfassung

1. Nach einer kurzen vergleichenden Übersicht über den mikroskopisch-anatomischen Bau der Oesophagus- und Magenhauptdrüsen von *Rana esculenta*

L. wird die Verteilung von Polysacchariden und Aminosäuren in diesen beschrieben.

2. Durch die Untersuchung dieser beiden Stoffgruppen konnten qualitative und quantitative Unterschiede zwischen den Sekreten der Oesophagus- und Magenhauptdrüsen festgestellt werden. Durch sie wird bestätigt, daß die bisher allgemein gebräuchliche terminologische Trennung der Oesophagusdrüsen von den Magenhauptdrüsen durchaus zu Recht besteht, obgleich von verschiedenen Autoren gleitende Übergangsformen festgestellt sind, denen zufolge eine begriffliche Unterscheidung nicht nötig wäre.

3. Die augenfälligsten Unterschiede ergaben sich im Tryptophangehalt der Hauptzellen, aber auch in den mukoiden Nebenzellen beider Drüsen ergaben sich charakteristische Unterschiede.

4. Aus der Tatsache, daß Pepsin einen hohen Tryptophangehalt besitzt und daß der Tryptophangehalt in den Drüsen des Magendarmtraktes von *Rana esculenta* L. dem auf physiologisch-chemischem Wege ermittelten Pepsingehalt weitgehend entspricht, wird gefolgert, daß bei den Anuren — ebenso wie bei den Säugern — Pepsinbildungsorte durch die Indolreaktion sichtbar gemacht werden können.

5. Da die Tryptophanreaktion auch nach histologischer Fixierung anwendbar ist, ergibt sich die Möglichkeit, auch an fixiertem Material Aussagen über die potentielle proteolytische Tätigkeit der Oesophagusdrüsen zu machen.

Schrifttum

Bensley, R. B.: The oesophageal glands of urodela. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole **2** (1900) 87—104.

Biedermann, W.: Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Jena, Gustav Fischer, **2**, 1. Hälfte (1911) 1563.

Bradford, N. M., und R. E. Davies: The site of hydrochloric acid production in the stomach as determined by indicators. Biochem. J. **46** (1950) 414—420.

Crane, E. E., R. E. Davies und N. M. Longmuir: Relations between hydrochloric acid secretion and electrical phenomena in frog gastric mucosa. Biochem. J. **43** (1948) 321.

Ecker, A., und R. Wiedersheim: Anatomie des Frosches. Neubearbeitet von E. Gaupp, 2. Aufl., 3. Abt., Braunschweig, Vieweg und Sohn (1904).

Friedmann, M. H. F.: Oesophageal and gastric secretion in the frog. J. Cell. and Comp. Physiol. **10** (1937) 37.

Glenner, G. G., und R. D. Lillie: The histochemical demonstration of indole derivates by the post-coupled p-dimethylaminobenzylidene reaction. J. of Histochem. and Cytochem. **5** (1957) 279—296.

Gomori, G.: Microscopie Histochemistry, Chicago University Press (1952).

Harms, H.: Handbuch der Farbstoffe für die Mikroskopie. Staufen-Verlag, Kamp-Lintfort, 1958.

Huppert, M.: Beobachtungen am Magen- und Darmkanal des Frosches bei Verfütterung und Injektion von Farbstoffen. Z. Zellforsch. **3** (1926) 602—614.

Krause, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen, III. Amphibien. Berlin und Leipzig, W. de Gruyter (1923).

Langley, J. N.: On the histology and physiology of pepsinforming glands. Phil. Trans. Roy. Soc. London, **172** (1881) 663—711.

— und B. S. Sewall: On the changes in pepsinforming glands during secretion. J. of Physiol. 2 **18**, 281—301.

Lillie, R. D.: The Xanthydrol-reaction for pyrroles and indoles in histochemistry: zymogen granules, lens, enterochromaffi and melanins. J. of Histochem. and Cytochem. **5** (1957) 188—196.

Lipp, W.: Histochemische Methoden. Oldenbourg, München (1954 ff.).

Lison, L.: Histochemie et Cytochemie Animales. Gauthiers-Villars, Paris (1960).

Machan, B.: Über Oesophagusdrüsen einheimischer Anuren. Z. mikr.-anat. Forsch. **37** (1935) 344—372.

Marshall, J. M.: Distributions of chymotrypsin, procarboxypeptidase desoxyribonuclease and ribonuclease in bovine pancreas. Exp. Cell. Res. **6** (1954) 240—242.

Norris, J. L.: The normal histology of the oesophageal and gastric mucosa of the frog Rana pipiens. J. Exp. Zool. **141** (1959) 155.

Oppel, K.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Teil 1. Der Magen. G. Fischer, Jena 1896.

Osawa, G.: Beiträge zur vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 1. Mitt. Verdauungsorgane der Anuren. Mitt. med. Fak. Tokyo, **13** (1914) 1—83.

Partsch, C.: Beiträge zur Kenntnis des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. Arch. mikr. Anat. **14** (1877) 179—203.

Pearse: Histochemistry. 2 ed. London, Churchill (1960).

Pernkopf und Lehner: Der Vorderdarm der Wirbeltiere. In: Bolk, Goeppert, Kallius, Lubosch, Vergleichende Anatomie, III. Urban u. Schwarzenberg, Wien 1931.

Plenk, H.: Der Magen. In: Handb. der mikroskopischen Anatomie des Menschen. V/1 (1931) 1—234.

Rauen, H. M.: Biochemisches Taschenbuch. Berlin, Göttingen, Heidelberg. Springer (1956).

Romeis, B.: Mikroskopische Technik. Oldenbourg, Stuttgart 1948.

Sedar, A. W.: Electron microscopy of the granular cells in the gastric glands of the bull frog (Rana catesbiana) secreting in response to histamine. Anat. Rec. **136** (1960) 275.

— Electron microscopy of the oxyntic cell in the gastric glands of the bull frog (Rana catesbiana). J. biophys. and biochem. Cyt. **9** (1961) 1—18.

Swiezicki, H. v.: Untersuchung über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei Batrachiern. Pflügers Arch. **13** (1876) 444—452.

Department of Zoology
The Hebrew University of Jerusalem, Israel

Histological Investigation of Inherited Incomplete Albinism

By

D. Boschwitz[1]

(Eingegangen am 22. August 1962)

On 20th of March, 1938, three albino tadpoles of *Bufo viridis* Laur. were found by Mrs. Naemlich in a pool near the Reading Power Station of Tel-Aviv. Mrs. Naemlich delivered the specimens to Prof. H. Mendelssohn (University of Tel-Aviv — Jaffa) who kept and raised them. Next year, beginning on March 4th, measurments of weight and lenght were taken and compared with normal animals of the same age. The young albinotic toads were supplied with more food than the controls.

Table 1

Date	normal male 38/I		albino 38/II		albino 38/III		albino 38/IV	
	weight	length	weight	length	weight	length	weight	length
1939, 4. III	20.5 g	—	10.8 g	—	17.3 g	—	13.0 g	—
3. VII	—	—	16.1 g	—	23.9 g	—	23.0 g	—
4. XI	24.3 g	70 mm	21.3 g	66 mm	21.7 g	65 mm	39.6 g	72 mm
1940, 8. III	37.3 g	71 mm	36.9 g	68 mm	34.8 g	70 mm	46.5 g	73,5 mm
2. IV	30.9 g	71 mm	28.2 g	67 mm	32.6 g	69 mm	39.1 g	75 mm
17. V	33.4 g	72 mm	30.0 g	67 mm	32.9 g	67 mm	43.6 g	75 mm

This table confirms the well-known fact, that albinos are often backwards in growth and development. The extraordinary weight of 38/IV was due to the swelling ovaries. Only in May 1940, when the toads were two years old, 38/II and 38/III had reached nearly the same size and weight as controls.

On 4th of November, 1939, albino 38/IV was recognized as a female. The sex of 38/II and 38/III was still unknown. A year later both became mature females; 38/II developed dark spots on either side and 38/IV yellow ones on its back. All three exhibited a shade of pink originating in conspicuous erythrophores and haemoglobin inside translucent blood vessels.

In January 1940, 38/I (male) and 38/IV (female, albino) were crossed: the amplexus was typical, but no eggs wer laid. In February 1941, the animals were crossed again and the fertilized eggs were counted:

[1] Dvorah Boschwitz, Department of Zoology, The Hebrew University, Jerusalem, Israel.

the two strings were each 17 m long, containing c. 6630 eggs. Their total weight was 58 g. They lacked any trace of pigment. But at the tail-bud stage they became pigmented; part of the tadpoles were very light; a shade of grey was detected only under the stereoscope. The others were much darker, but due to the missing pigment of the egg they were lighter than controls until their hind-limbs developed. At this stage melanocytes are generally the main source of the dark color, since the embryonal pigment has vanished.

In February, 1942, the same albinotic female (38/IV) was crossed with another male again of unknown genetic constitution. Again, the eggs were unpigmented and part of the tadpoles were externally extremely light. The colorless tadpoles of both generations had black horny teeth and slightly pigmented eyes. The were somehow rachitic.

A considerable part of this material was handed over to Prof. H. Steinitz (Dept. of Zoology, Hebrew University, Jerusalem), who gave it to me for the forthcoming investigation.

Material and Methods

Eggs from the cross of a normal male with an albino female were raised. During two weeks, between 18. 2. 1941 to 3. 3. 1941, portions of the batch were fixed in formalin at different intervals.

In 1942 again, eggs of the same albinotic female crossed with a male of unknown constitution were raised and again different stages were fixed between 8. 2. to 27. 2.

Eggs and gastrulae of both generations were mounted — in toto.

Externally albinotic larvae were chosen for microscopical investigation. Twelve complete transverse series of these e.g. neurulae and tadpoles of different length were sectioned 10 µ thick and stained with hematoxylin-eosin or PAS. In addition, sections of different regions were mounted without staining, in order to facilitate the detection of melanophores with poor melanin contents. Normal tadpoles were sectioned for comparison.

Histological Findings

The material, described here, appeared macroscopically albinotic. Under the microscope no trace of melanin was detected in the eggs or gastrulae. However, ovoid and star-like cells containing scanty light-brown melanin granula were observed above the spinal cord and in the dorsolateral dermis of tail-bud stages. Their head region and tail-bud were free of pigment. In the limbless tadpoles more of these melanophores appeared in the body, and a few in the head and the root of the tail. In larger, limbless tadpoles the number of melanized cells and the density of their granula increased. An almost continuous row of expanded melanophores existed in the dermis above the neural cord resp. brain and around the inner ear, and laterally on both sides. In addition, few contracted melanophores were present in the dermis, in the cranial part of the mesonephros and in the fasciae of the lateral muscles. Melanin-including cells were found in the liver and spleen.

No trace of pigment-cells were ever to be seen in the coelomic walls, in the capsules of organs or in any vascular and neural layers, neither in the limbs.

In tadpoles with protruding hind-limbs, the number of melanophores diminished conspicuously: their scanty melanin granula was often clumped. The melanophores of different sections were counted and compared with sections of younger stages. The oldest tadpoles exhibited few expanded, but very flat melanophores, whose melanin was detectable only with the 60 objective.

The pigmentepithel of all albinotic specimens studied here, was melanized, containing few light brown melanin granules in the fundus of the eye and considerably more in the pars coeca iridis, which was occasionally dark brown.

In the chorioidea a few mostly expanded melanophores could be observed.

In the connective tissue around the brain and the inner ear, cells with clumped melanin and a pink hue of the plasma, when stained with PAS were found. These cells remind the PAS-positive cells (Boschwitz 1962) found in an albinotic *Hyla*. But because of the unsuitable fixation of this material no conclusive diagnosis is possible.

The horny teeth of the larvae were dark.

Discussion

In spite of the obvious hereditary factor the mode of inheritance will not be discussed in this paper, since it is unknown whether the males were heterozygous for albinism.

Part of the material was albinotic with a shade of pink when still alive. But the erythrophores and the red hue of the blood had vanished after fixation with formaline. The same is true for guanophores.

Since the mother was an albino, no pigment was transferred to her eggs.

But contrary to expectation melanin-containing melanophores appeared — as usual in normally pigmented tadpoles — at the tail-bud stage of the albinotic specimens, too. Next the wellknown gradient of melanisation led laterally from the neural crest in dorsal and ventral direction, beginning in the trunk region and spreading craniad and caudad.

Consequently it must be assumed that all the factors necessary for melanogenesis were present in these "albinos". The process, however, was slowed down as indicated by the small numbers of melanophores and their granules, and soon concluded, leaving the ventral and caudal dermis as well as internal organs and layers almost entirely unpigmented.

The melanin containing cells of the liver and spleen belong possibly to the macrophage system. This cannot be proved, but their unusual occurrence just in these organs and their mostly shrunken cell-body compared with typical contracted melanophores led to this assumption.

The even more reduced number of melanophores in tadpoles with limbs led to the question, how and where destruction of melanin might take place. PAS-positive cells (Boschwitz 1962), in which breakdown products are

accumulated, are not certain. Evidently two explanations are possible: 1. The fixation unsuitable for PAS excluded the diagnosis, or 2. they are non-existent and a different mode of melanin-destruction, in which the macrophages participate, took place.

It was impossible to investigate whether the endocrines were involved in the pigment reduction. The hypophysis seemed normal, as expected, since metamorphosis progressed as in controls. A reduction of MSH secreting cells might be responsible for a lightening effect by contracting melanin inside the chromatophores. But melanization began as usual and part of the melanophores were extremely expanded, therefore MSH deficiency is excluded.

The pineal organ seemed hypertrophied, and an exakt comparison of its size with controls is indicative. In case pineal excretion is increased, the secondary suppression of the initially normal melanization would be explained (A. LERNER 1961).

In any case, the question arises, if true and false albinism really results from the complete absence of melanized melanophores as a consequence of deficient melanogenesis.

It seems rather convincing that a quantitative factor reducing melanogenesis and/or destroying melanin is responsible. When this factor reaches a significant level, the animal appears to be albinotic.

Acknowledgements

I want to express my thanks to Mrs. CH. NAEMLICH, who delivered the three albino tadpoles to the Universeity of Tel-Aviv — Jaffa; to Prof. L. MENDELSSOHN, who kept and raised them carefully and informed me about the crosses; to Prof. H. STEINITZ, who took the measurements of weights and lengths and added further information concerning the material.

Abstract

An albino *Bufo viridis* Laur. was crossed twice in two successive years with males of unknown genetic constitutions. The albinotic offsprings were examined histologically and compared with controls. Eggs, gastrulae and neurulae were lacking any trace of pigment. In the tail-bud stage, melanophores with mostly poor melanin contents developed in the dermis, especially in the trunk region; later they appeared craniad and caudad. Few melanin granules were present in the pigmentepithel. In tadpoles with hindlimbs the number of melanophores and their melanin granula are diminished.

It is concluded that all factors, which are necessary for normal melanogenesis, are existent. Melanin destruction is assumed to take place at unusual high rate in the macrophage-system, since melanin-including cells are conspicuous in the liver and the spleen.

The epiphysis seems hypertrophied and may be responsible for melanin suppression, too.

It seems indicative to define an albino — complete or imcomplete — as an animal, in which melanogenesis is deficient and/or melanin destruction is increased. At a significant low level the animal appears albinotic, e. g. the albinism is due — most likeley — to a quantitative factor.

References

Boschwitz, D.: An Albino Specimen of *Hyale arborea savignyi* Aoud. Zool. Anz. **168** (1962) Heft 5/6.

Lerner, A. B., and J. S. McGuire: Effect of Alpha and Beta Melanocyte Stimulating Hormones on the Skin Colour of Man. Nature **189**, 4760 (1961) 176—179.

Aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Museum Hamburg

Genetische Analyse des Merkmals „Beschuppung“ bei anatolischen Zahnkarpfen (Pisces, Cyprinodontidae) im Auflöserversuch

Von

Wolfgang Villwock[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 22. September 1962)

In einer Reihe von Veröffentlichungen (Ermin 1945, Aksiray 1952, Kosswig 1953, 1956, Villwock 1958, Aksiray und Villwock 1962 u. a.) wurde wiederholt auf die bei einigen anatolischen Zahnkarpfen auftretenden Besonderheiten in Form von mannigfachen Reduktionserscheinungen am Schuppenkleid eingegangen.

Im Zusammenhang hiermit wurde u. a. die Ontogenie des Merkmalskomplexes „Schuppenreduktionen“ einzelner südwest-anatolischer Zahnkarpfen-Populationen untersucht, sowie die Verwendbarkeit dieser Reduktionen für systematische Zwecke und damit für eine Verwandtschaftsanalyse geprüft. Schließlich wurde sie als Indikator für populationsdynamische Vorgänge am Beispiel der Aci-(Tuz-)Gölü Cyprinodonten herangezogen und versucht, eine Erklärung für die unterschiedliche Ausprägung dieses Merkmalskomplexes bei einzelnen dieser Populationen zu geben.

Es liegt auf der Hand, daß in allen Arbeiten immer wieder auch nach der phylogenetischen Entstehung der von einem normal (= vollständig) entwickelten Schuppenkleid abweichenden Verhältnisse bei den schuppenredu-

[1] Dr. Wolfgang Villwock, Zoologisches Staatsinstitut und Museum Hamburg, Hamburg 13, Von-Melle-Park 10.

zierte Individuen enthaltenden Populationen gefragt wurde. Hierbei wurde bereits wiederholt die Frage aufgeworfen, ob das Merkmal „normale Beschuppung“ bei den übrigen, keinerlei Reduktionen aufweisenden anatolischen Cyprinodontiden-Populationen genetisch unterschiedlich bedingt sein könnte.

Aksiray (1952) sprach als erster die Vermutung aus, daß es unterschiedliche, nach seiner Auffassung — sinngemäß — „dominante“ und „rezessive“ Beschuppungsgene (oder -genkomplexe) geben müsse: Bei seinen Untersuchungen fand er u. a., daß Angehörige der einander benachbarten und gut beschuppten Aci-Göl-Populationen von Gelif und Azmak miteinander gekreuzt, nur unterschiedlich reduzierte F_1-Individuen hervorbrachten. Gemäß den damaligen Kenntnissen über den Beschuppungscharakter der verwendeten *P*-Populationen hätten demgegenüber aber die Nachkommen aus einer solchen Kreuzung wieder gut beschuppt sein müssen. Das Merkmal „gute Beschuppung“ erwies sich also gegenüber „Schuppenreduktion“ als scheinbar „rezessiv“. Auf der anderen Seite paarte Aksiray im Rahmen der gleichen Untersuchung weitgehend normal beschuppte Burdur-Fische (= *Aphanius burduricus* sensu Aksiray 1948 a) mit schuppenreduzierten Burdur-Fischen (= *Anatolichthys burdurensis* sensu Aksiray 1948 b), beides Angehörige einer panmiktischen Makropopulation aus dem Burdur-See/Südwest-Anatolien. Die F_1-Nachkommen waren überwiegend gut beschuppt, das Merkmal „gute Beschuppung“ in diesem Fall also „dominant“ über „Schuppenreduktion“. Kosswig (1953, 1956) interpretierte diese Ergebnisse in entsprechender Weise.

Auch bei eigenen Untersuchungen konnten Anhaltspunkte gewonnen werden, die ebenfalls für die Annahme von genetisch unterschiedlich bedingter „guter Beschuppung“ sprachen. So ergaben sich z. B. deutliche Unterschiede in den F_1-Generationen, einmal zwischen Angehörigen der normal beschuppten Konya-Population (= *Aphanius burduricus iconii* sensu Aksiray 1948 a, Westrand des zentral-anatolischen Steppengebietes) × Vertretern der ausschließlich aus schuppenreduzierten Tieren zusammengesetzten Akpunar-Population aus dem Aci-Göl (s. o.) und zum anderen zwischen *Aphanius fasciatus* (Val.) 1821 × Akpunar-Individuen. Die reziproken *A. fasciatus* × Akpunar-Bastarde waren bedeutend besser beschuppt als die reziproke Konya- × Akpunar-F_1. Auch aus dem Vergleich der Kreuzungsresultate von Konya- × Burdur-Fischen und Burdur-Fischen × Akpunar-Elter ließen sich weitere Hinweise dafür finden, daß die genetische Konstitution des Merkmals „gute Beschuppung“ bei den Tieren der Konya-Population eine andere sei, als die der ebenfalls gut beschuppten Burdur-Fische bzw. — auf Grund der oben referierten Ergebnisse — von *Aphanius fasciatus* (vgl. Villwock 1958, S. 104—107).

Auch diese Kreuzungsergebnisse legten die Vermutung nahe, daß es möglicherweise „dominante“ oder anders ausgedrückt „epistatische“ und „rezessive“ bzw. „hypostatische“ Beschuppungsgene (oder -genkomplexe)

geben könnte. Zur Klärung dieser Frage wurde nunmehr eine größere Zahl von Kreuzungsexperimenten angesetzt, über die hier berichtet werden soll.

Um eine konstante Testbasis, einen „Auflöser“, zu besitzen, wurde der in allen bekannt gewordenen Individuen gleichbleibend extrem schuppenreduzierte und dementsprechend für dieses Merkmal als weitgehend homozygot anzusehende *Kosswigichthys asquamatus* Sözer 1942 stets als der eine Kreuzungspartner (♀ oder ♂) verwendet. War der *Kosswigichthys*-Elterteil als konstant (schuppenreduziert) anzusetzen, so mußten die nach Kreuzung mit verschiedenen Partnern in den zugehörigen F_1-Generationen evtl. auftretenden Beschuppungsunterschiede auf eine diesbezügliche Verschiedenartigkeit der beteiligten parentalen Genotypen der Nicht-*Kosswigichthys*-Elter schließen lassen. Auf diese Weise erschien es möglich der Beantwortung näherzukommen, ob „gute Beschuppung“ tatsächlich unterschiedlich genetisch bedingt sein kann.

Kosswigichthys asquamatus wurde zunächst mit den Repräsentanten der übrigen, endemisch anatolischen Zahnkarpfen bastardiert, zu denen er zweifellos verwandtschaftliche Affinitäten besitzt (vgl. Sözer 1942, Aksiray 1952, Kosswig 1953, Öztan 1954, Villwock 1958, Karbe 1961 u. a.). Zum Vergleich wurde *Kosswigichthys* darüber hinaus auch noch mit Vertretern aller weiteren zur Verfügung stehenden altweltlichen Zahnkarpfen der Gattung *Aphanius* gekreuzt. Einen vollständigen Überblick über die Kreuzungspartner bringt Tabelle 1, Seite 26, Verbreitung und Vorkommen von *Kosswigichthys* und seinen Kreuzungspartnern ist in Abbildung 1, Seite 27, wiedergegeben. Die Gesamtheit der mit *Kosswigichthys asquamatus* gekreuzten *P*-Populationen läßt sich in 4 Gruppen einteilen:

Die erste Gruppe (I) umfaßt verschiedene Populationen aus dem „*Anatolichthys*“-Formenkreis (sensu Kosswig et Sözer 1945). Hierher gehören die Vertreter der unterschiedlich beschuppten Aci-Göl-Cyprinodonten (vgl. Kosswig 1956, Aksiray u. Villwock 1962) und die nur schuppenreduzierte Individuen enthaltende Art *splendens* Kosswig et Sözer 1945, aus dem ebenfalls südwest-anatolischen Gebirgssee Gölcük-Gölü bei Isparta.

In eine zweite Gruppe (II) lassen sich die sogenannten „Burdur-Fische“ sowie die Angehörigen der Egridir- und Konya-/Çumra-Populationen einreihen. Die Burdur-Fische stellen — wie weiter oben bereits kurz angedeutet — hinsichtlich ihrer verschiedenen Beschuppungstypen eine panmiktische Makropopulation dar („hybrid-swarm“-Hypothese, s. Kosswig 1953, 1956), die im gleichnamigen Burdur-See im Südwesten Anatoliens lebt. Die drei anderen Populationen der Gruppe II enthalten nur normal beschuppte Individuen, die im Egridir-See bzw. an zwei eng benachbarten Fundorten in der Konya-Ebene, am Westrand des zentral-anatolischen Steppengebietes, bei der Stadt Konya und dem Ort Çumra vorkommen. Der Zusammenschluß zu einer Gruppe erfolgte, da diese Populationen hinsichtlich ihrer verwandtschaftlichen Stellung (Grad der fertilen Kreuzbarkeit) gemeinsam Übergänge zu den übrigen südwest- und zentral-anatolischen Zahnkarpfen im engeren Sinne erkennen lassen.

Die Testformen der dritten Gruppe (III) gehören ausnahmslos normal beschuppten Populationen aus West-, Südwest- und Zentralanatolien sowie dem Kizilirmak-Gebiet an (s. Abb. 1, S. 27). Diese dritte Gruppe ist jedoch keine natürliche Gruppe, sondern enthält auf Grund von noch unpublizierten

Tabelle 1

Liste der Kreuzungspartner von *Kosswigichthys*

Kreuzungsgruppe	lfd. Populations-Nr.	Population: Vorkommen	u. Abkürzung ♀/♂	systematische Bezeichnung*)
I	(1)	Gelif	Gel/gel	Formen mit quergestreiften ♂♂, Populationen mit überwiegend schuppenreduzierten Individuen
	(2)	Azmak	Az/az	
	(3)	Tahtaköprü	Ta/ta	
	(4)	Akpunar	Ak/ak	
	(5)	Gemiç	Gem/gem	
	(6)	Gölçük-Gölü	Gö/gö	
II	(7) a: sr°)	Burdur-		
	b: ns°°)	Fische	Bu/bu	
	(8)	Egridir	Eg/eg	Formen mit quergestreiften ♂♂, normalbeschuppte Populationen
	(9) a:	Konya	Kon/kon	
	b:	Cumra	Cu/cu	
III	(10)	Sögüt-Gölü	Sg/sg	
	(11)	Mäander-quelle	Mä/mä	
	(12)	Obruk	Ob/ob	
	(13)	Cihanbeyli	Ci/ci	
	(14)	Nigde	Ni/ni	
	(15)	Ilgin	Il/il	
	(16) a:	Samsun	Sa/sa	
	b:	Ilipunar	Ip/ip	
IV	(17)	Shiraz/ Persien	Shi/shi	*Aphanius sophiae*
	(18)	Malatya/ Türkei	Cy/cy	*Aphanius cypris*
	(19)	Spanische Ostküste	Ib/ib	*Aphanius iberus*
	(20)	Küçükçekmece Istanbul/ Türkei	Fa/fa	*Aphanius fasciatus*
	a:	Totes Meer/		*Aphanius dispar*
	(21)	Israel	Rich/rich	*richardsoni*
	b:	Faluja/Iraq (neuer Fundort)	Fal/fal	*Aphanius dispar*

* Die systematischen Bezeichnungen der Populationen 1 bis 16 können noch nicht verbindlich angegeben werden. Ihre verwandtschaftliche und systematische Stellung ist Gegenstand einer weiteren Untersuchung.

° „sr“ = schuppenreduziert,

°° „ns“ = normal beschuppt.

Abb. 1. 1—5 Aci-(Tuz-)Gölü: 1 Gelif, 2 Azmak, 3 Tahtaköprü, 4 Akpunar, 5 Gemiç, 6 Gölçük-Gölü (Isparta), 7 a/b Burdur-Gölü, 8 Egridir-Gölü, 9 a Konya, 9 b Çumra, 10 Sögüt-Gölü, 11 Mäander-Quelle, 12 Obruk, 13 Cihanbeyli, 14 Nigde, 15 Çavusçu-Gölü (Ilgin). 16 a/b Kizilirmak-Gebiet: 16 a Samsun, 16 b Ilipunar. 17 *Aphanius sophiae* (Heckel) 1846: Shiraz/Persien. 18 *Aphanius cypris* (Heckel) 1843: Malatya/Ostanatolien. 19 *Aphanius iberius* (Cuv. et Val.) 1846. 20 *Aphanius fasciatus* (Val.) 1821: Küçükçekmece/europ. Türkei. 21 a/b *Aphanius dispar* (Rüppel) 1826: 21 a *Aphanius dispar richardsoni* (Boulenger) 1907: Quelltümpel am Toten Meer/Israel, 21 b *Aphanius dispar* „Faluja" (neuer Fundort!): Faluja/Iraq.

K = *Kosswigichthys asquamatus* Sözer 1942, O = Zahnkarpfen-Populationen

Kreuzungsergebnissen mindestens zwei scharf umrissene systematische Einheiten, die sich aber auf Grund der hier zur Diskussion stehenden Beschuppungsmerkmale zunächst nicht sauber (morphologisch) voneinander trennen lassen. Inwieweit eine Unterscheidung auch an Hand dieser Merkmale dennoch möglich ist, wird im Rahmen der vorliegenden Arbeit noch zu zeigen sein.

Die vierte Gruppe (IV) schließlich umfaßt im Gegensatz zu den ersten drei Gruppen die nicht endemisch anatolischen und außeranatolischen *Aphanius*-Arten, die keine nähere Verwandtschaft zu den „Anatoliern“ mit quergestreiften ♂♂-Formen besitzen und auch untereinander keine engen verwandtschaftlichen Affinitäten zeigen. Ehe auf die Kreuzungsergebnisse selbst eingegangen wird, sei noch kurz auf die Untersuchungsmethodik hingewiesen, soweit sie die eigenen Experimente betreffen und nicht ergänzend von AKSIRAY (1952) übernommen wurden.

Die Kreuzungsansätze wurden in 25 Liter fassenden Gestellaquarien in der Aquarien-Abteilung des Zoologischen Staatsinstituts und Museums Hamburg[2] unter übereinstimmenden hydrografischen Süßwasserbedingungen ausgeführt. Als Laichsubstrat wurden Fadenalgen und grüne Perlonwolle verwendet. Die Becken wurden zusätzlich belüftet und gleichzeitig über ein Kies-Hydraffinkohlen-Gemisch gefiltert.

Aus Kontrollgründen wurden sogenannte „Paarzuchten“ angesetzt, d. h. einem *Kosswigichthys*-Elter (♀ oder ♂) wurde jeweils nur ein Partner (♂ oder ♀) aus den zu testenden Populationen zugegeben. Nach erfolgreichem Zuchtansatz — der je nach verwandtschaftlichem Rang der Testindividuen zu *Kosswigichthys* einige Tage bis zu einigen Wochen andauerte — wurden die *Kosswigichthys*-Elter abgesetzt und ihnen andere Partner der gleichen oder anderer Populationen zugesellt. Die Verwendung derselben *Kosswigichthys*-Elter in verschiedenen Ansätzen bezweckte eine objektivere Beurteilbarkeit der in F_1 auftretenden Beschuppungsunterschiede. Denn trotz der anzunehmenden weitgehenden Homozygotie der *Kosswigichthys*-Elter (s. S. 24) erschien es sicherer, immerhin mögliche individuelle Unterschiede auf diese Weise nur als relativen Fehler in die Kreuzungen zu übernehmen. Dieses Prinzip ließ sich jedoch leider nicht konsequent einhalten, da die verwendeten *Kosswigichthys*-Elter, insbesondere die ♀♀, bei den zahlreichen Kreuzungsansätzen z. T. erheblich strapaziert wurden und eingingen. Die zur Ausführung gekommenen Kontrollen lassen aber erkennen, daß die einzukalkulierenden individuellen Abweichungen bei Verwendung verschiedener *Kosswigichthys*-Elter für gleiche Kreuzungskombinationen praktisch keine Rolle spielen. Umgekehrt sollten möglicherweise vorhandene individuelle Unterschiede der Nicht-*Kosswigichthys*-Elter dadurch ausgeglichen werden, daß verschiedene Individuen einer bestimmten Testpopulation mit dem gleichen *Kosswigichthys*-Partner gepaart wurden. Soweit wie möglich wurden ergänzend reziproke Kreuzungen vorgenommen. Nicht immer verliefen diese reziproken Ansätze erfolgreich, da einzelne derartige Paarungen an dem zu art-verschiedenen Liebesspiel und Laichverhalten der beteiligten Kreuzungspartner scheiterten: Während Kreuzungen mit den sehr aktiven *Kosswigichthys*-♂♂ fast stets gelangen, vermochten nur einzelne Nicht-*Kosswigichthys*-♂♂ die ihnen zugesetzten *Kosswigichthys*-♀♀ überhaupt zur Laichabgabe zu bewegen. In anderen Fällen

[2] Herrn Prof. Dr. C. Kosswig, dem Direktor des Zool. Staatsinst. und Museums Hamburg, meinem hochverehrten Lehrer, danke ich sehr herzlich für sein ständiges Interesse an meinen Untersuchungen sowie für die Bereitstellung der Zuchtaquarien und eines Arbeitsplatzes. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft gilt auch an dieser Stelle mein besonderer Dank für die Gewährung eines 2jährigen Forschungsstipendiums, mit dessen Hilfe mir u. a. die Durchführung der hier referierten Experimente möglich war.

wurden nur nicht-entwicklungsfähige Eier abgestoßen. Soweit reziproke Kreuzungen vorliegen, scheint der Schluß erlaubt, daß keine nennenswerten Unterschiede in den erhaltenen F_1-Generationen der einen oder anderen Kreuzungsrichtung auftreten.

Insgesamt wurden unter Einschluß der von AKSIRAY detailliert aufgeführten Experimente 25 Populationen von mindestens 5 *Aphanius*-Arten (s. Fußnote, Tab. 1 und S. 24) mit *Kosswigichthys asquamatus* gekreuzt und dabei zusammen rund 660 Bastarde erhalten und ausgewertet.

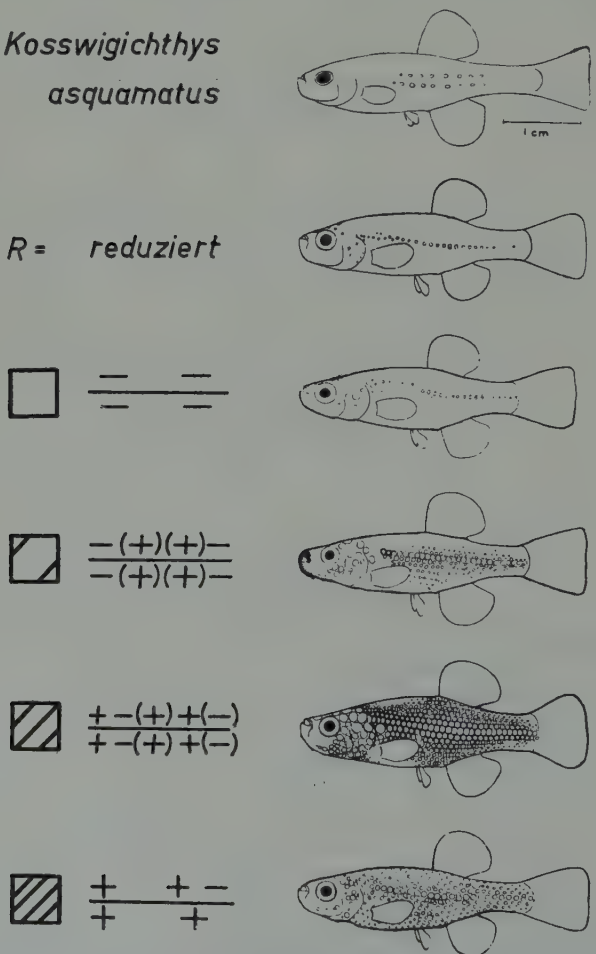
Die grafische Darstellung der Untersuchungsergebnisse erfolgt in Abbildung 2; S. 31. In den beiden oberen Diagrammen wurde die Variabilität der Schuppenzahlen in der MLR (= mittleren Längsreihe, eine echte Seitenlinie fehlt hier) und der Ltr (= Linea transversalis) der verschiedenen *Kosswigichthys*-Bastarde eingetragen. In einer entsprechenden Darstellung wurden darunter die gemittelten Werte aus den jeweils insgesamt erzielten Bastarden einer bestimmten Kreuzungskombination aufgetragen. Der von den *Kosswigichthys*-Bastarden durchschnittlich erreichte Ausbildungsgrad des Schuppenkleides wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit vereinfacht, in vier wesentlich erscheinenden Beschuppungstypen zusammengefaßt und in einer entsprechenden Vierzahl von Symbolen abgebildet. Die dieser grafischen Darstellung zugrunde liegenden Zahlenwerte sind in der ergänzenden Aufstellung, Tabelle 2, Seite 32/33, zu entnehmen. Die hier wie im weiteren Verlauf des Textes wiederkehrenden Populationsbezeichnungen (Abkürzungen, lfd. Nr. u. ä.) entsprechen denen in Abbildung 1 und Tabelle 1, wo sie auch bereits erläutert wurden.

Um es noch einmal herauszustellen: Es war die Absicht, mit Hilfe der in der vorliegenden Untersuchung wiedergegebenen Kreuzungen und ihrer Ergebnisse zu prüfen, wie sich das in den einzelnen getesteten anatolischen Zahnkarpfen-Populationen und *Aphanius*-Arten z. T. unterschiedlich ausgebildete Merkmal „Beschuppung“ im Auflöserversuch verhält. Hieraus wurden Hinweise für die Beantwortung der eingangs aufgeworfenen Frage erwartet, ob und gegebenenfalls in welcher Weise bei der Ausbildung guter Beschuppung unterschiedliche Genotypen beteiligt sind.

Betrachtet man hier im Anschluß an die weiter oben referierten älteren Ergebnisse (s. S. 23 ff.) zunächst die F_1-Generationen zwischen Angehörigen der normal beschuppten Konya- sowie Çumra-Populationen × *Kosswigichthys* und vergleicht die für die Schuppenzahlen erhaltenen Werte mit denen aus den Kreuzungen der im großen und ganzen ebenfalls gut beschuppten Aci-Göl-Populationen von Gelif und Azmak × *Kosswigichthys*, so zeigt sich, daß sie sowohl in den mittleren Zahlen wie auch in der Variationsbreite der Einzelwerte eine weitgehende Übereinstimmung besitzen (vgl. Abb. 2, I—III). In den mittleren Schuppenzahlen lassen sich die Konya- bzw. Çumra-*Kosswigichthys*-Bastarde auch noch mit den entsprechenden Werten der Burdur-Fisch × *Kosswigichthys*-F_1 vergleichen, doch setzen sich diejenigen der *Bu-kos* aus voneinander stark divergierenden Einzelwerten zusammen, wie die Diagramme klar erkennen lassen. Das stärkere Divergieren der Zahlen für die MLR und Ltr bei den *Bu-kos*-Bastarden stand zu erwarten, da sich ja die panmiktische Makropopulation der Burdur-Fische aus unterschiedlich beschuppten bzw. schuppenreduzierten Individuen zusammensetzt, also auch die einzelnen gut beschuppten Burdur-Fische noch erheblich heterozygot sein können. Auffällig ist dabei, daß wenigstens einzelne der *Bu-kos*-F_1-Tiere einen besseren Beschuppungsgrad erreichen als die Konya- oder Çumra- ×

Kosswigichthys-F$_1$, obgleich die beiden letztgenannten Populationen im Gegensatz zu den Burdur-Fischen nur aus normal beschuppten Individuen bestehen.

Abgesehen von der individuellen genetischen Beschaffenheit des Merkmals „gute Beschuppung“ bei der zur Kreuzung verwendeten Konya- bzw. Çumra-♀♀ lassen sich gewisse Unterschiede in der Variationsbreite der Schuppenzahlen zwischen *Kon-kos* F_1 einerseits und *Çu-kos*-Bastarden andererseits aus der Tatsache erklären, daß diese beiden gut beschuppten Populationen zwar aus einem eng benachbarten und frühpostglazial sicher noch hydrografisch einheitlichen Gebiet stammen, de facto aber zu zwei verschiedenen, nicht identischen Populationen gehören. Ihre teilweise genische Verschiedenartigkeit kommt auch darin zum Ausdruck, daß z. B. die Nachkommen aus den reziproken Kreuzungen Konya-Elter × Burdur-Fische stets in beiden Geschlechtern fertil sind (s. Villwock 1958), während in den Çumra- × Burdur-Kreuzun-



Symbol-Erläuterungen zu Abb. 2 (Fisch-Umrißskizzen: verändert nach Akşiray 1952). Alle Fischskizzen etwa nat. Gr., die Schuppen von *Kosswigichthys asquamatus* etwa 10× nat. Gr.

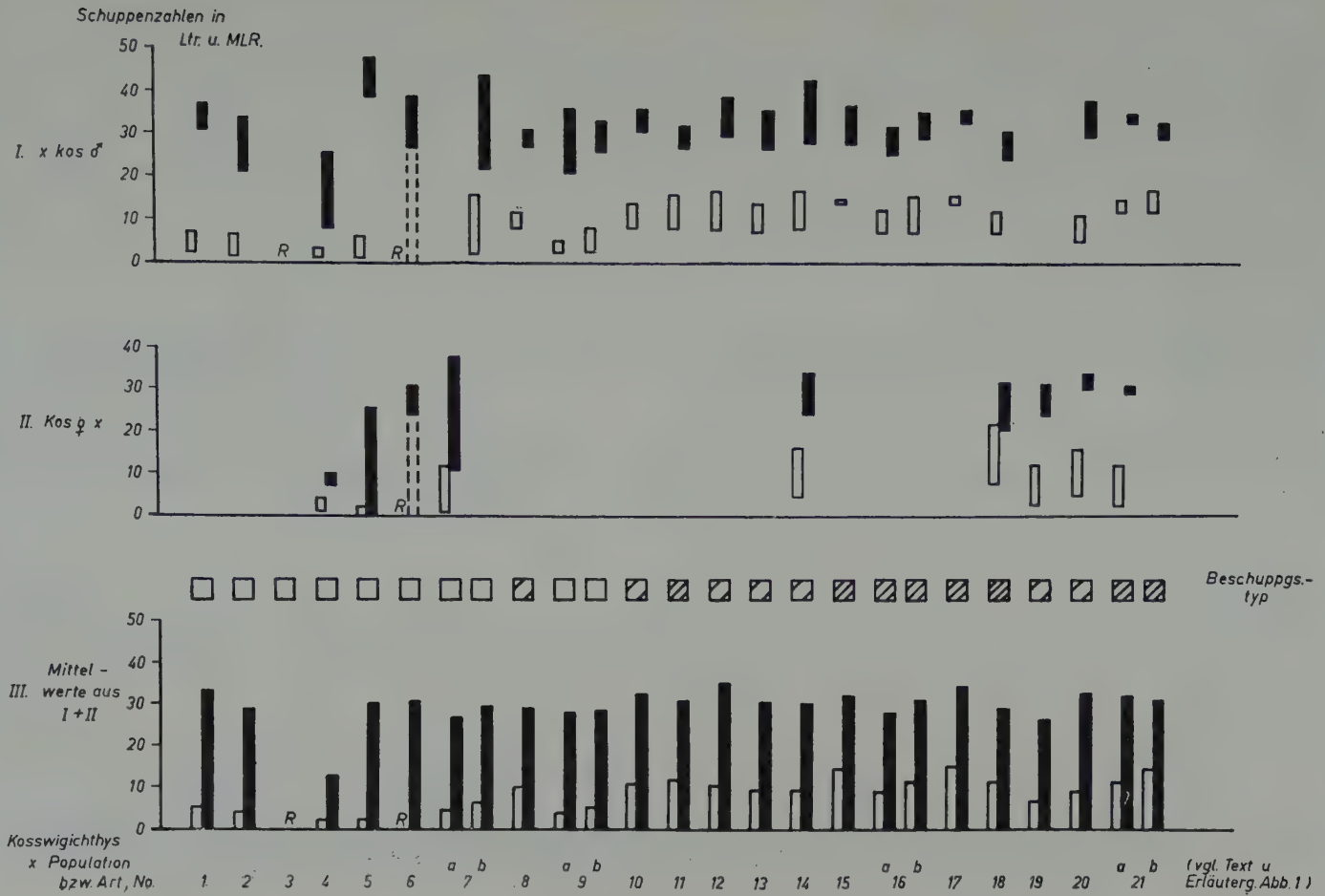


Abb. 2. Helle, nur dunkel umrandete Kästchen: Schuppenzahlen in der Linea transversalis (= Ltr), schwarze Kästchen: Schuppenzahlen in der Mittleren Längsreihe (= **MLR**, eine echte Seitenlinie fehlt),

Tabelle 2

Zahlenunterlagen zur grafischen Darstellung der Beschuppungsverhältnisse bei *Kosswigichthys asquamatus*-Bastarden (Abb. 2, I—III)

Zu I.: F_1-Bastarde zwischen Nicht- *Kosswigichthys*-♀ × *kos*-♂

P-Population Bezeichnung	Nr.	Stück-zahl	MLR von—bis	MLR Mittel-wert	Ltr. von—bis	Ltr. Mittel-wert
Gelif	(1)	6	31—37	33,2	3— 7	5,2
Azmak[1])	(2)	29	21—34	28,8	1— 6	3,6
Tahtaköprü	(3)	8	reduziert		reduziert	
Akpunar	(4)	3	8—26	16,7	1— 3	2,0
Gemiç	(5)	17	39—48	42,8	2— 6	3,8
Gölçük-Gölü	(6)	4	red. 27—39	(32,8)	reduziert	
Burdur-Fische ns	(7b)	45	22—44	29,8	2—16	6,3
Egridir	(8)	18	27—31	29,4	8—12	9,8
Konya/	(9a)	6	21—36	28,4	3— 5	3,6
Cumra	(9b)	42	26—33	28,6	3— 8	5,0
Sögüt-Gölü	(10)	22	31—36	32,7	8—14	10,8
Mäander-Quelle	(11)	17	27—32	31,3	8—16	11,9
Obruk	(12)	11	30—39	35,4	8—17	10,3
Cihanbeyli	(13)	40	27—36	30,7	7—14	9,3
Nigde	(14)	21	28—36	30,9	8—17	11,8
Ilgin	(15)	4	28—37	32,3	14—15	14,5
Samsun/	(16a)	48	25—32	28,3	7—12	9,3
Ilipunar	(16b)	16	29—35	31,0	7—16	11,6
Aphanius sophiae Shiraz/Persien	(17)	3	33—36	34,3	14—16	15,0
A. cypris Malatya/ Türkei	(18)	2 3[1])	30, 31 24—31	30,5 28,2	7,12 8—22	9,5 13,7
A. fasciatus Küçükçemece/ Türkei	(20)	7	29—38	32,7	5—11	9,0
A. dispar rich.[1]) Totes Meer	(21a)	2	33,35	34,0	12,15	13,5
A. dispar Faluja/Iraq	(21b)	18	29—33	30,9	12—17	14,3

Zu II: F_1-Bastarde zwischen *Kosswigichthys*-♀ × Nicht-*kos*-♂

Akpunar	(4)	3	red. 7—10	(8,5)	red. 1— 4	(2,5)
Gemiç[1])	(5)	51	„0“—26	19,1	„0“— 2	1,0
Gölçük-Gölü	(6)	8	red. 24—31	(28,8)	reduziert	
Burdur-Fische, sr	(7a)	12	11—38	27,2	1—12	4,5
Nigde[1])	(14)	33	24—34	29,4	4—16	7,0
A. cypris[1])	(18)	22	20—32	28,2	8—22	13,7
A. iberus	(19)	24	24—31	26,4	2—12	6,8
A. fasciatus[1])	(20)	4	30—34		5—16	
A. dispar richardsoni	(21a)	3	29—31	30,3	2—12	9,3

[1]) nach Aksiray (1952)

Zu III: mittl. Werte aus Kreuzungen I + II sämtlicher F_1-Bastarde einer bestimmten Population × *Kosswigichthys* — Elter

P-Population Bezeichnung	Nr.	Stück-zahl	MLR von—bis	Mittel-wert	Ltr, von—bis	Mittel-wert
Gelif	(1)	6	31—37	33,2	3— 7	5,2
		110	**)26—35*	*29,6*	*11—19*	*13,6*
Azmak	(2)	29	21—34	28,8	1— 6	3,6
		138	*27—36*	*30,2*	*11—20*	*14,4*
Tahtaköprü	(3)	8	reduziert		reduziert	
		224	*27—45*	*36,5*	*4—22*	*10,6*
Akpunar	(4)	6	7—26	12,6	1— 4	2,3
		158	*29—46*	*36,1*	*4—19*	*10,6*
Gemiç	(5)	68	„0"—48	30,9	„0"— 6	2,4
		103	*26—31*	*32,3*	*4—19*	*13,9*
Gölçük-Gölü	(6)	12	„0"—39	30,8	reduziert	
		177	*33—53*	*40,5*	*5—18*	*10,6*
Burdur- sr	(7a)	12	11—38	27,2	1—12	4,5
Fische ns	(7b)	45	22—44	29,8	2—16	6,3
		230	*27—45*	*33,8*	*6—18*	*12,3*
Egridir	(8)	18	27—31	29,4	8—12	9,8
		20	*26—28*	*27,3*	*12—14*	*12,8*
Konya	(9a)	46	21—36	28,4	3— 5	3,6
		10	*26—29*	*27,3*	*11—14*	*12,6*
Cumra	(9b)	42	26—33	28,6	3— 8	5,0
		30	*26—29*	*27,3*	*11—14*	*12,3*
Sögüt-Gölü	(10)	22	31—36	32,7	8—14	10,8
		13	*25—28*	*27,4*	*12—15*	*13,6*
Mäander-Quelle	(11)	17	27—32	31,3	8—16	11,9
		18	*26—28*	*27,2*	*12—14*	*12,8*
Obruk	(12)	11	30—39	35,4	8—17	10,3
		13	*27—30*	*28,2*	*12—15*	*13,6*
Cihanbeyli	(13)	40	27—36	30,7	7—14	9,3
		19	*27—29*	*28,0*	*13—15*	*14,0*
Nigde	(14)	54	24—36	30,2	4—17	9,4
		19	*27,28*	*27,5*	*10—14*	*12,6*
Ilgin	(15)	4	28—37	32,3	14—15	14,5
		8	*25,26*	*25,9*	*10,11*	*10,9*
Samsun	(16a)	77	25—32	28,3	7—12	9,3
		20	*25—28*	*26,3*	*10—13*	*11,7*
Ilipunar	(16b)	16	29—35	31,0	7—16	11,6
		20	*26—29*	*27,7*	*12—14*	*13,3*
A. sophiae	(17)	3	33—36	34,3	14—16	15,0
		62	*26—29*	*27,5*	*12—18*	*13,7*
A. cypris	(18)	27	20—32	29,4	8—22	11,6
		27	*25—28*	*26,1*	*10—14*	*11,0*
A. iberus	(19)	24	24—31	26,4	2—12	6,8
		27	*23—27*	*24,7*	*9—13*	*10,4*
A. fasciatus	(20)	42	29—38	32,7	5—11	9,0
		20	*25—28*	*26,6*	*9—12*	*10,1*
A. dispar richardsoni	(21a)	15	29—35	32,1	8—11	9,3
		10	*25—27*	*26,1*	*9,10*	*9,3*
A. dispar „Faluja"	(21b)	18	29—33	30,9	12—17	14,3
		20	*24—27*	*26,2*	*9—11*	*9,7*

* *Kursiv:* Zum Vergleich mit den Bastarden die entsprechenden Schuppenzahlen der zur Kreuzung mit *Kosswigichthys* verwendeten *P*-Populationen. Die Kursivzahlen der Burdur-Fische beziehen sich auf die gesamte Makropopulation.

gen zwar alle F_1-♀♀, aber nur ein Teil der F_1-♂♂ fertil wird (VILLWOCK, noch unveröffentl.).

Auch in dem durchschnittlich erreichten Beschuppungstyp ähneln die Konya- und Çumra-*Kosswigichthys*-Bastarde weitgehend der F_1 aus der Kreuzung von Angehörigen der überwiegend gut beschuppten Aci-Göl-Populationen von Gelif (1) und Azmak (2) mit *Kosswigichthys* (nach AKSIRAY 1952). Damit stehen die beiden durchweg normal beschuppte Individuen enthaltenden Populationen von Konya (9a) und Çumra (9b) bezüglich des genetischen Charakters des bei ihnen ausgebildeten Merkmals „Beschuppung“ diesen südwest-anatolischen Aci-Göl-Populationen näher als irgendeinem der übrigen normal beschuppten Anatolier! [3]

Betrachtet man die übrigen Bastarde zwischen *Kosswigichthys* und einem der noch verbleibenden normal beschuppten anatolischen Zahnkarpfen-Populationen bzw. *Aphanius*-Arten hinsichtlich des von ihnen erreichten mittleren Beschuppungstyps, so stößt man auf im wesentlichen zwei verschiedene Untergruppen.

Zu der einen, gegenüber den bislang besprochenen *Kosswigichthys*-Bastarden graduell besser beschuppten ($\begin{smallmatrix} -(+)\,(+)- \\ -(+)\,(+)- \end{smallmatrix}$, s. Erläuterungen zu Abb. 2, S. 30/31), gehören die übrigen südwest-anatolischen und im Bereich des zentral-anatolischen Steppengebietes lebenden Zahnkarpfen. Das sind die Populationen 8/Gruppe II, 10 und 12—14/Gruppe III. Einen entsprechenden Beschuppungstyp zeigen darüber hinaus auch die *Aphanius-iberus* (19)- und *A. fasciatus* (20)- × *Kosswigichthys*-Bastarde.

Die zweite Untergruppe umfaßt *Kosswigichthys*-F_1-Bastarde, die durchschnittlich bereits relativ gut beschuppt sind ($\begin{smallmatrix} +-(+)\,+(-) \\ +-(+)\,+(-) \end{smallmatrix}$). Diesen Typ erreichen die Bastarde der *Kosswigichthys*-Partner aus den Randgebieten des südwest- und zentral-anatolischen Raumes mit den Populationen 11 und 15 sowie die Repräsentanten der Kizilirmak-Populationen 16a/b aus dem östlichen Zentralanatolien, die ebenfalls in der dritten Kreuzungsgruppe stehen. Ferner gehören bezüglich ihres Beschuppungstyps die *Aphanius dispar* (21 a/b)- × *Kosswigichthys*-Bastarde hierher, sowie die als Sonderfall hier anzuschließenden reziproken Bastarde zwischen *Aphanius cypris* (18) und *Kosswigichthys*.

Nimmt man aus diesen beiden Untergruppen zunächst einmal die endemisch anatolischen Formen heraus — um die Diskussion gemäß der einleitend gegebenen Fragestellung zu erleichtern — so ergibt sich eine Gegenüberstellung im vorstehenden Sinne zwischen den Populationen 8, 10 und 12 bis 14 einerseits und 11, 15 und 16a/b andererseits.

Diese beiden Populationsgruppen — die erstere sei mit „*A*“ die letztere mit „*B*“ bezeichnet — weisen neben einem bestimmten Unterschied im durch-

[3] Leider wurde versäumt, Angehörige der Populationen von Konya und Çumra untereinander zu kreuzen, um den Vergleich auf die Parallelkreuzungen von Gelif- × Azmak-Tieren ausdehnen zu können.

schnittlich erreichten Beschuppungstyp ihrer *Kosswigichthys*-Bastarde auch noch eine voneinander abweichende Variationsbreite der Einzelwerte in der MLR und Ltr auf. Im allgemeinen ist die Variationsbreite in „*B*“ einheitlicher (s. Abb. 2, I: Werte für die MLR von Population 11, 15 und 16) und kleiner als bei den verschiedenen *Kosswigichthys*-Bastarden mit „*A*“-Populationen (s. Abb. 2, I: z. B. MLR von Population 12—14).

Eine Ausnahme bildet die Egridir (8)-Population, die hinsichtlich ihrer besonderen verwandtschaftlichen Stellung der Kreuzungsgruppe II angeschlossen wurde (s. S. 25). Bezogen auf den durchschnittlichen Beschuppungsgrad der Bastarde Egridir × *Kosswigichthys* aber gehört die Egridir-Population in die Nähe der zur Kreuzungsgruppe III gestellten Populationen des zentralanatolischen Steppengebietes, die auf Grund der Beschuppungsmerkmale ihrer *Kosswigichthys*-Bastarde gemeinsam mit Population 10 als Untergruppe „*A*“ von den übrigen Angehörigen der III. Kreuzungsgruppe abzutrennen sind. Bezüglich des weiter oben über die Variationsbreite Gesagten würde die Egridir-Population wieder eher in die „*B*“-Gruppe einzuordnen sein. Zieht man den mittleren MLR-Wert der Egridir × *Kosswigichthys*-F_1 mit in Betracht, so sieht man, daß noch nicht einmal die Schuppenzahl der „*A*“-Gruppe erreicht werden. In diesem Merkmal ähneln sie wiederum mehr den Konya- und Çumra-*Kosswigichthys*-Bastarden. Die mittleren Ltr-Zahlen, die mit der ± „normalen“ Ausbildung der einzelnen Schuppe (z. B. Größe, Gestalt, Deckungsgrad u. a.) den sogenannten Beschuppungstyp ausmachen (Ausbildungs- und Deckungsgrad des Schuppenkleides als Ganzes gesehen), stimmen dagegen erneut besser mit den „*A*“-Gruppen-Verhältnissen überein, so daß die Zuordnung der Egridir-Population zur „*A*“-Gruppe auf Grund einzelner Beschuppungsmerkmale noch am ehesten gerechtfertigt erscheint.

Die vom „Normalfall“ der „*B*“-Gruppe abweichenden Zahlen der Samsun (16a)- × *Kosswigichthys*-Bastarde können als individuelle Einflüsse der vom Verfasser verwendeten Samsun-Elter gewertet werden. Aksiray (1952, S. 62—63) gibt für seine damaligen Samsun-*Kosswigichthys*-Bastarde eine entsprechende Variationsbreite an, wie sie in den vorliegenden Kreuzungen zwischen Angehörigen der Ilipunar (16b)-Population × *Kosswigichthys* in der F_1 gefunden wurden. Da die Population von Ilipunar und Samsun miteinander nächstverwandt sind, ist also insgesamt eine gute Übereinstimmung auch mit den älteren Ergebnissen gegeben, die den Schluß berechtigt erscheinen lassen, wonach gelegentliche Abweichungen im Zahlenergebnis nur individuelle Ursachen haben.

Wie vorsichtig man bei der Beurteilung und Berücksichtigung von nur einzelnen Zahlenwerten sein muß, zeigt auch noch das Beispiel der Bastarde zwischen normal beschuppten Burdur-Fischen (7b) und *Kosswigichthys*. Wenn auch der durchschnittliche Beschuppungstyp graduell geringer als in der oben skizzierten „*A*“-Gruppe ist, so wird er doch durch einzelne Burdur (7b)-*Kosswigichthys*-Bastarde erreicht. Überbewertet man diese letztere Tatsache im Zusammenhang mit der Kenntnis der älteren Ergebnisse (s. S. 24), so ergibt sich bei ausschließlicher Beachtung ihrer Beschuppungsmerk-

male ein falsches Bild von der Stellung der Burdur-Fische. Die bei den Burdur (7b)-*Kosswigichthys*-Bastarden angetroffene außerordentlich hohe Variabilität der Einzelwerte für MLR und Ltr weist ihrerseits auf die bekannten Sonderverhältnisse bei den Burdur-Fischen hin: Wie bereits wiederholt erwähnt, handelt es sich ja bei ihnen um eine panmiktische Makropopulation, in der alle Beschuppungstypen nebeneinander mit einer entsprechenden Streuung der Schuppenzahlen vorkommen. Von einigen Aci-Göl-Populationen abgesehen (z. B. Gemiç (5)), unterscheiden sich die Burdur-Fische hierin grundsätzlich von allen übrigen in der vorliegenden Untersuchung zum Vergleich herangezogenen Populationen. Damit scheiden sie aber ebenso wie die nicht überwiegend gut beschuppten Aci-Göl-Populationen (3—5) und die *splendens*-Tiere (6) im Rahmen der Fragestellung dieser Arbeit als direkte Vergleichsbasis mit Verhältnissen zwar nächstverwandter, im Gegensatz zu ihnen aber nur oder doch überwiegend gut beschuppte Individuen enthaltende Populationen aus.

Hieran anschließend sei noch auf die Verhältnisse bei den Bastarden zwischen *Kosswigichthys* und einem der nicht endemisch anatolischen Zahnkarpfen aus der Gattung *Aphanius* (Kreuzungsgruppe IV) eingegangen.

Den im Durchschnitt gleichmäßigsten Gesamtdeckungsgrad im Schuppenkleid erzielen von allen derartigen *Kosswigichthys*-Bastarden die F_1-Nachkommen der reziproken Ansätze *Aphanius cypris* × *Kosswigichthys*. Diese ± gleichmäßige Körperbedeckung — nahezu ohne schuppenfreie Stellen (s. unterstes Schema der Erläuterungen zu Abb. 2, S. 31) — ist aber nicht gleichbedeutend mit der entsprechend normalen Ausbildung des Schuppenkleides als Ganzes. Dazu gehört, wie erwähnt wurde, u. a. noch die normale Gestalt und Größe der Einzelschuppe sowie der Deckungsgrad der Schuppen untereinander. Hierin weichen aber alle *Kosswigichthys* × *Aphanius cypris*-Bastarde erheblich vom Normalfall der *P*-Formen ab. Sie bleiben in diesen Merkmalen sogar teilweise hinter den entsprechenden Verhältnissen der F_1-Bastarde zwischen *Kosswigichthys* und der Samsun (16a)- bzw. Ilipunar (16b)-Population zurück.

Entscheidend für die bei den *Kos-cy-* bzw. *Cy-kos*-Bastarden auftretenden Besonderheiten dürfte wohl die Tatsache sein, daß *Aphanius cypris* zu den endemisch anatolischen Zahnkarpfen (einschl. *Kosswigichthys*) ebenso wenige verwandtschaftliche Affinitäten aufweist, wie zu *Aphanius sophiae*, *A. iberus*, *A. fasciatus* und dem *Aphanius dispar*-Formenkreis. Mit erheblicher Sicherheit sind diese *Aphanius*-Arten sowohl untereinander als auch insgesamt von den einzelnen anatolischen Cyprinodontiden mindestens teilweise genisch verschieden. Damit sind aber Ähnlichkeiten wie Unähnlichkeiten in Schuppenzahlen und Beschuppungstyp ihrer jeweiligen *Kosswigichthys*-Bastarde als mehr oder weniger zufallsbedingt anzusehen und ohne besonderen Aussagewert für die Fragestellung der vorliegenden Betrachtungen. So kommt vielleicht auf der einen Seite eine gewisse Übereinstimmung im Beschuppungstyp zwischen den Bastarden aus den Kreuzungen *A. iberus* (19) und *A. fasciatus* (20) × *Kosswigichthys* und denen der „*A*“-Gruppe zustande,

während die *Kosswigichthys*-Bastarde mit *A. sophiae* (17) und den *A. dispar*-Formen (21 a/b) Anklänge an die „*B*“-Gruppen *Kosswigichthys*-Bastarde zeigen. Auffällige Unterschiede in den reinen Zahlenwerten der verschiedenen Gruppe IV × *Kosswigichthys*-F_1 sind kaum zu erwarten, da die entsprechenden Werte bei den verwendeten *P*-Formen bereits zu dicht beieinander liegen (s. Kursivdruck-Zahlen Tab. 2, S. 33) und zudem — entsprechend dem gering anzusetzenden Verwandtschaftsgrad zwischen *Kosswigichthys* und einer dieser *Aphanius*-Arten — in der Regel nur einzelne Bastarde erzeugt werden konnten, die nur unter stärkerem Vorbehalt als repräsentativ anzusprechen sind.

Die relativ hohe Variationsbreite der Schuppenzahlen in der MLR und Ltr bei den zuletzt betrachteten *Kosswigichthys*-Bastarden der normal beschuppten anatolischen Zahnkarpfen-Populationen läßt den Schluß zu, daß das Merkmal „gute Beschuppung“ bei diesen *P*-Formen polyfaktoriell bedingt ist. Die Unterschiede in der Variationsbreite der Schuppenzahlen bei den verschiedenen *Kosswigichthys*-Bastarden × normal beschuppte Elter könnte darauf zurückzuführen sein, daß dieses Merkmal bei den einzelnen Kreuzungspartnern keineswegs durch eine konstante Zahl von Faktoren kontrolliert wird, sondern jede der normal beschuppten Populationen heute eine für „ihre“ normale Beschuppung balancierte panmiktische Population darstellt, und zwar unter den an ihren Fundorten allgemein herrschenden hydrographischen Süßwasserbedingungen. Einen Hinweis hierauf bietet die Merkmalsstreuung bei den Elterformen, die in der üblichen „von—bis“-Bezeichnung zum Ausdruck kommt (s. Kursivdruck-Zahlen Tab. 2, S. 33). Jede Kreuzung mit Angehörigen anderer Populationen (erst recht Artkreuzung) muß zu einer mehr oder weniger weitgehenden Störung dieses dank Panmixie herrschenden Gleichgewichts und — bei ausreichender Verschiedenartigkeit des verwendeten Merkmals (z. B. Zahl der Gene) — zu einer gegenüber dem jeweiligen elterlichen Merkmal veränderten Variationsbreite führen. Bezogen auf das Schuppenbeispiel: Ein Eingriff in die Panmixie der Beschuppungsmerkmale, wie ihn z. B. eine Bastardierung darstellt, kann also zu einer von den verwendeten normal beschuppten *P*-Formen abweichenden Streuung der extremen Schuppenzahlen in der F_1 führen. (Infolge der entsprechend möglichen Rekombinationen kann es dann in der F_2- und weiteren Enkelgenerationen zum Auftreten von Reduktionen am Schuppenkleid kommen, worüber an einer Reihe von Beispielen noch an anderer Stelle zu berichten sein wird.)

Die Bastarde aus den Kreuzungen Gelif (1)-, Azmak (2)-, Konya (9a)- und Çumra (9b) × *Kosswigichthys asquamatus* lassen in ihren Beschuppungsmerkmalen eine deutliche Verschiedenartigkeit von den übrigen *Kosswigichthys*-Bastarden mit normal beschuppten Anatoliern erkennen. Dieses Ergebnis läßt sich durch andere, ältere Untersuchungen bestätigen. So ergaben die Kreuzungsexperimente von Aksiray (1952) zwischen Angehörigen der seinerzeit noch insgesamt als normal beschuppt angesehenen Aci-Göl-Populationen von Gelif und Azmak an Stelle der von Aksiray erwarteten

normal beschuppten Nachkommen nur solche mit ± weitgehenden Reduktionen. Aksiray schloß daraus bekanntlich daß das Merkmal „gute Beschuppung“ in diesen Populationen „rezessiv“ gegenüber „Schuppenreduktion“ sei, im Gegensatz zum Regelfall in anderen normal beschuppten anatolischen Zahnkarpfen.

Wie sich inzwischen jedoch herausgestellt hat, treten fast in jedem Jahrgang dieser heute im Süßwasser lebenden gut beschuppten Aci-Göl-Populationen Individuen auf, die Reduktionen am Schuppenkleid erkennen lassen (vgl. Aksiray u. Villwock 1962), wie sie von Aksiray für seine Gelif × Azmak-F_1 als Beispiele publiziert wurden (vgl. Aksiray 1952, S. 44). Im Gegensatz zu Aksirays Interpretation könnte es also so sein, daß die Zahl der Beschuppungsgene, der Allelenpaare, in den voneinander bereits seit langem in verschiedenen Süßwasserzuflüssen des Aci-Göl isolierten Populationen von Gelif, Azmak und Karahöyük (einer dritten, in die vorliegenden Untersuchungen nicht mit einbezogenen gut beschuppten Aci-Göl-Population) teilweise verschieden ist, wobei jede für sich, als Populationsganzes betrachtet, die gerade eben für die Erreichung eines gut entwickelten Schuppenkleides notwendige Zahl besitzt. Jede dieser drei Populationen hätte also — ebenfalls dank Panmixie der das Merkmal „gute Beschuppung“ jeweils bedingenden Gene oder Genkomplexe — eine Art „labilen Gleichgewichts“ erreicht. Entsprechend der Annahme, daß insgesamt pro Population gerade eine ausreichende Anzahl von Faktoren vorhanden ist, die eine weitgehend normale Beschuppung der betreffenden Population garantieren, werden aber immer einzelne Individuen herausmendeln, die diese Mindestzahl der Beschuppungsfaktoren nicht besitzen, also ± schuppenreduziert sind. Dies kann insbesondere dann eintreten, wenn auch noch Populationsgrößenschwankungen in den einzelnen Jahrgängen die Zusammensetzung dieser relativ kleinen Aci-Göl-Populationen beeinträchtigen. Eine zufällige Kreuzung derartiger, noch dazu populationsverschiedener Partner muß geradezu zwangsläufig zu einer Verstärkung der Reduktionsmerkmale führen. Bei geringen Nachkommenszahlen und einem System von zahlreichen Beschuppungsfaktoren (Genen und Genkomplexen) können ± normal beschuppte Individuen fehlen.

Unsere heutigen Kenntnisse von der Zusammensetzung der Populationen von Gelif, Azmak und Karahöyük lassen es als wahrscheinlich erscheinen, daß Aksiray seinerzeit zufällig Träger schwächerer Reduktionen miteinander kreuzte und auf diese Weise seine ± schuppenreduzierten Populationsbastarde erhielt.

Diese Interpretation der Aksirayschen Ergebnisse hat gegenüber seiner Auffassung im übrigen noch den entscheidenden Vorteil, daß sie die Schwierigkeiten vermeidet, für miteinander so nahe verwandte systematische Einheiten, wie sie die Burdur-Fische und die Aci-Göl-Zahnkarpfen darstellen, unterschiedliche — nämlich „rezessive“ und „dominante“ — Gensysteme für normale Beschuppung annehmen zu müssen, die sich noch dazu auf Grund historischer Fakten in der relativ kurzen Zeitspanne des Postglazials herausgebildet haben müßten!

Wie erwähnt, bot auch die vergleichende Betrachtung der Beschuppungsmerkmale von Konya × Burdur-, Akpunar × Burdur-, Konya × Akpunar- u. a. Bastarden Hinweise für die Annahme einer gegenüber den anderen normal beschuppten anatolischen Zahnkarpfen genetisch unterschiedlich bedingten Ausbildung dieses Merkmalskomplexes bei den Konya-Tieren.

Die Untersuchung der *Kosswigichthys*-Bastarde hat gezeigt, daß sich die vermuteten Unterschiede eindeutig bestätigen lassen. Die Konya-*Kosswigichthys*-Bastarde — und in entsprechender Weise die Bastarde der mit den Konya-Tieren eng verwandten Çumra-Population × *Kosswigichthys* — fallen nicht nur in den Schuppenzahlen, sondern auch im durchschnittlich erlangten Beschuppungstyp aus dem Rahmen der Kreuzungsergebnisse zwischen einem der restlichen, endemisch anatolischen Zahnkarpfen und *Kosswigichthys* heraus. In diesen Merkmalen stimmen die Konya- bzw. Çumra-*Kosswigichthys*-F_1-Bastarde interessanterweise weitgehend mit den zuvor besprochenen Bastarden zwischen *Kosswigichthys* und Individuen der gut beschuppten Aci-Göl-Populationen überein, worauf auf den Vorseiten ausführlich eingegangen wurde.

So rein zufällig, wie diese Ähnlichkeiten zwischen der Konya- und Çumra-Population einerseits und den gut beschuppten Aci-Göl-Zahnkarpfen andererseits auf den ersten Blick erscheinen, sind sie wahrscheinlich jedoch nicht. Denn wie sich bei Kreuzung von Konya-Tieren und Vertretern der Aci-Göl-Cyprinodonten herausstellte, sind die Nachkommen solcher Kreuzungen in beiden Geschlechtern fertil (vgl. Villwock (1958), während in der F_1 zwischen einem der übrigen zentral-anatolischen Zahnkarpfen und Angehörigen der Aci-Göl-Populationen lediglich die F_1-♀♀ fertil, die F_1-♂♂ dagegen stets steril sind (Villwock, noch unveröffentl.). Das bedeutet, daß die gut beschuppten (u. a.) Aci-Göl-Zahnkarpfen engere verwandtschaftliche Affinitäten zur Konya-Population aufweisen als zu einem der übrigen Zentralanatolier.

Wie die vorliegenden Kreuzungsergebnisse mit *Kosswigichthys asquamatus* fernerhin deutlich gemacht haben, lassen sich Anzeichen dafür finden, daß auch bei den übrigen anatolischen Zahnkarpfen-Populationen, die in der sogenannten Kreuzungsgruppe III zusammengefaßt wurden, noch quantitative Unterschiede der das Merkmal „normale Beschuppung“ kontrollierenden Gensysteme verborgen liegen. Wie die bei ihren *Kosswigichthys*-Bastarden auftretenden durchschnittlichen Beschuppungstypen und Zahlenwerte verdeutlichen, unterscheiden sich in diesen Merkmalen die südwestlichen und eigentlichen zentral-anatolischen Populationen vom Sügüt-Gölü (10), Obruk (12), Cihanbeyli (13) und Nigde (14) von den mehr peripher gelegenen der Mäander-Quelle (11), Ilgin (15) und den beiden Repräsentanten der Kizilirmak-Populationen Samsun (16a) und Ilipunar (16b).

Das reine Zahlenmaterial (= Zahl der erzielten *Kosswigichthys*-Bastarde) erscheint aber auf Grund der sicher polyfaktoriellen Grundlage des Merkmals „normale Beschuppung“ zu klein und außerdem zu uneinheitlich,

um daraus weitergehende Schlüsse mit einer gewissen Sicherheit abzuleiten. Immerhin scheinen die Ergebnisse jedoch dafür zu sprechen, daß der Ausbildung des Merkmals „Beschuppung“ in diesen beiden Gruppen (= „*A*“ und „*B*“) verschiedene Genzahlen zugrunde liegen, wie bei den grundsätzlichen Überlegungen auf Seite 37 bereits angedeutet wurde. Diese Unterschiede können nach Abzug aller Einwände — wie z. B. individueller Einflüsse — zu der berechtigten Vorstellung vom Vorhandensein verschiedener Formenkreise innerhalb der getesteten und mit ihnen näher verwandten übrigen endemisch anatolischen Zahnkarpfen-Populationen führen.

Die Ergebnisse dieser *Kosswigichthys*-Auflöserversuche haben ferner zweierlei klar gezeigt: Einerseits ist der Merkmalskomplex „Beschuppung“ für sich betrachtet ungeeignet für systematische Zwecke. Denn hinter einer ± gleich guten Beschuppung kann sich ein unterschiedlicher Genotyp verbergen, der erst zum Ausdruck kommt, wenn man einzelne Vertreter dieser Formen untereinander oder mit einem „Auflöser“ kreuzt und testet. Auf der anderen Seite zeigen sich gewisse Korrelationen zwischen den Beschuppungsbefunden und anderen Merkmalskomplexen, wie etwa mit Bastardfertilität bzw. -sterilität, die es berechtigt erscheinen lassen, diese Beschuppungsverhältnisse in weiteren Untersuchungen als ein zusätzliches Indiz bei der Verwandtschaftsanalyse zu verwerten und bei der systematischen Neuordnung zu berücksichtigen.

Wie die Unterschiede der Beschuppungstypen in die einzelnen anatolischen Zahnkarpfen hineingeraten sind, ob in Anlehnung an Kosswigs „hybrid-swarm“-Hypothese oder entsprechend der kürzlich von Aksiray und Villwock entwickelten Auffassung durch selektive Änderung der Genotypen auf Grund einseitiger Entwicklung der Umweltbedingungen, soll hier nicht entschieden werden, zumal zu prüfen ist, ob nicht evtl. beide Vorstellungen nebeneinander zu Recht bestehen. Es ist zu hoffen, daß die Frage nach der Entstehung der unterschiedlichen Beschuppungsmerkmale sich leichter beantworten läßt, wenn gegenwärtig noch laufende quantitative Experimente abgeschlossen sind.

Für die Beantwortung der einleitend aufgeworfenen Frage läßt sich zusammenfassen: Die Ergebnisse der Auflöserversuche zwischen verschiedenen gut bis normal beschuppten, endemisch anatolischen Zahnkarpfen-Populationen und *Kosswigichthys asquamatus* machen es sehr wahrscheinlich, daß mindestens drei unterschiedliche Gensysteme ein gut entwickeltes Schuppenkleid bei den getesteten Populationen (und ihren jeweiligen Verwandten) kontrollieren. Es lassen sich unterscheiden: Einmal die Gruppe der gut beschuppten Aci-Göl-Populationen von Gelif, Azmak und Karahöyük, an die sich die westzentral-anatolischen Populationen von Konya und Çumra anschließen lassen. Allerdings mit Hinweis auf die Tatsache, daß in letzteren beiden Populationen stets normal beschuppte Individuen angetroffen werden, wohingegen die gut beschuppten Aci-Göl-Populationen in der Regel einen geringeren Prozentsatz von ± schuppenreduzierten Tieren pro Jahrgang aufweisen. Zum zweiten die Gruppe der sogenannten „*A*“-Populationen Egridir

(8, mit Einschränkung s. S. 34), Sögüt Gölü (10), Obruk (12), Cihanbeyli (13) und Nigde (14), sowie als dritte Gruppe die sogenannten „*B*“-Populationen mit den Repräsentanten Mäanderquelle (11), Ilgin (15) und den Vertretern der Kizilirmak-Populationen von Samsun (16a) und Ilipunar (16b).

Es wird angenommen, daß es sich um quantitative genische Unterschiede handelt, um verschiedene Allelenpaar-Zahlen, die innerhalb einzelner panmiktischer Populationen die gute bis normale Beschuppung kontrollieren. Die geringste Zahl von Beschuppungsgenen (oder -genkomplexen) lassen die Populationsangehörigen der ersten dieser drei Gruppen, die größte Zahl dagegen die der dritten erkennen, während die sogenannten „*A*“-Populationen an Hand der Ergebnisse ihrer *Kosswigichthys*-Bastarde zwischen diesen beiden Gruppen zu stehen scheinen.

Zum Abschluß sei nunmehr noch kurz auf die Ergebnisse der Kreuzungen zwischen Angehörigen der sogenannten schuppenreduzierten Populationen und *Kosswigichthys* eingegangen.

Betrachtet man nur den erreichten mittleren Beschuppungsgrad (= -typ) der *Kosswigichthys*-Bastarde, so scheint es auf den ersten Blick, als ob die ± normal beschuppten Populationen von Gelif (1), Azmak (2), Konya (9a) und Çumra (9b) — mit der vermutlich geringsten Zahl an Beschuppungsgenen — in Kreuzungen mit *Kosswigichthys* genauso stark reduzierte Phänotypen lieferten, wie schuppenreduzierte Individuen der Populationen Tahtaköprü (3), Akpunar (4), Gemiç (5), Gölçük (6) und Burdur (7a). Das würde bedeuten, daß die reine Zahl der Beschuppungsgene in beiden Fällen gleich ist, also in den betreffenden Genotypen dieser Populationen nur verschiedene Gene miteinander kombiniert sind. Bei sehr starker Vereinfachung der sicher komplexen Situation würde danach z. B. die Kombination ABc noch ± normale Beschuppung liefern, während AbC Schuppenreduktion hervorbrächte. Wenn diese Annahme stimmte, würden die hier betrachteten Beschuppungsunterschiede auf Ungleichwertigkeit der beteiligten Beschuppungsgene schließen lassen, d. h. sie müßten in ihrer Qualität verschieden sein.

Bezieht man außer dem sogenannten Beschuppungstyp die zugehörigen Schuppenzahlen für die MLR und Ltr ein, so zeigt sich, daß die bildliche Darstellung vom vermeintlich ± übereinstimmend erreichten mittleren Beschuppungsgrad stark vereinfacht ist. Zwar gehören die hier jetzt miteinander verglichenen *Kosswigichthys*-Bastarde alle dem $\frac{-}{-}\ \frac{-}{-}$-Typ an (vgl. Erläuterung zu Abb. 2, S. 30), worin sie sich von den mittleren Verhältnissen der nächst besser beschuppten *Kosswigichthys*-Bastarde abheben, doch täuscht diese gemeinsame Abgrenzung eine über diese Aussage hinausgehende Übereinstimmung nur vor. Denn wie sich aus den Zahlenwerten leicht erkennen läßt, unterscheiden sich die Bastarde der noch ± normal beschuppten von denen der schuppenreduzierten Populationen × *Kosswigichthys* aus dieser Sicht erheblich, wie die folgende Gegenüberstellung veranschaulicht:

± normal beschuppt:		MLR von—bis	MLR MW	Ltr von—bis	Ltr MW
Gelif	(1)	31—37	33,2	3—7	5,2
Azmak	(2)	21—34	28,8	1—6	3,6
Konya	(9a)	21—36	28,4	3—5	3,6
Cumra	(9b)	26—33	28,6	3—8	5,0
[4] obligat schuppenred.:					
Tahtaköprü	(3)	reduziert		reduziert	
Akpunar	(4)	8—26	16,7	1—3	2,0
Gölçük	(6)	red. 27—39	(32,8)	reduziert	

Der Hinweis auf diese Zahlen spricht zwar nicht grundsätzlich gegen die Möglichkeit, daß bei der Ausbildung der Beschuppungsunterschiede von „± normal beschuppt“ und „schuppenreduziert“ die Qualität der beteiligten Gene eine Rolle spielt. Andererseits macht es dieses Ergebnis sehr wahrscheinlich, daß zumindest daneben noch eine verschieden hohe Anzahl von Genen an der Merkmalsausbildung mitwirkt.

Die unterschiedlichen Zahlenwerte der F_1-Bastarde zwischen Tahtaköprü (3)-, Akpunar (4)- und Gölçük (6)-Tieren × *Kosswigichthys* könnte den Verdacht aufkommen lassen, daß auch zwischen den obligat schuppenreduzierten Populationen noch genetische Unterschiede in der Merkmalsausbildung bestehen. Entsprechend der Merkmalsstreuung bei den schuppenreduzierten Elter-Populationen (s. S. 33) entzieht sich die detaillierte genetische Konstitution der verwendeten *Kosswigichthys*-Partner einer sicheren Beurteilung. Auftretende Zahlenunterschiede können also bereits individuell bedingt sein. Im Falle der Aci-Göl-Zahnkarpfen gibt es darüber hinaus ein sehr wesentliches Argument, das gegen die Annahme von Populationsverschiedenheiten spricht. Bei günstigen Hydraturverhältnissen besitzen die verschiedenen schuppenreduzierten Aci-Göl-Populationen nämlich die Möglichkeit, gemeinsam eine riesige Makropopulation zu bilden. Auf lange Sicht gesehen wird dadurch ein nennenswertes Verschiedenwerden der einzelnen Populationen verhindert. Mit dieser Annahme in guter Übereinstimmung sind die feststellbaren langfristigen extremen und mittleren Schuppenzahlen für MLR und Ltr (= Summenergebnisse aller bekannt gewordenen Jahrgänge/Population), die untereinander nahezu gleich sind:

	MLR von—bis	MLR MW	Ltr von—bis	Ltr MW
Tahtaköprü	27—45	36,5	4—22	10,6
Akpunar	29—46	36,1	4—19	10,6
Karadut[5])	30—44	36,5	4—19	10,7

[4] Auf Grund von Sonderverhältnissen, wie sie für die gemischten Populationen bereits wiederholt gekennzeichnet wurden, sind die Werte der Populationen Gemiç (5) und Burdur (7 a/b) hier nicht berücksichtigt worden.

[5] Eine dritte, obligat schuppenreduzierte Aci-Göl-Population, deren Angehörige nicht mit *Kosswigichthys* im Auflöser getestet wurden.

Wie gezeigt wurde, sind für den erreichten mittleren Beschuppungsgrad insbesondere die Schuppenzahlen der Transversalreihe (= Ltr) im Zusammenspiel mit der Größe der Einzelschuppe und ihrem gegenseitigen Dekkungsgrad maßgebend. Hierin stimmt sogar die isoliert vorkommende, heute im Süßwasser lebende schuppenreduzierte Gölçük-Population mit den Verhältnissen dieser Aci-Göl-Populationen überein. Die entsprechenden Werte für die Gölçük-Tiere lauten: 5 — 18 und 10,6.

Die weitere Prüfung und Diskussion der Möglichkeiten, ob neben quantitativen genetischen Unterschieden — wie sie für die gut bis normal beschuppten anatolischen Zahnkarpfen vermutet werden — bei Einbezug der schuppenreduzierten Populationen auch oder ausschließlich Qualitätsunterschiede der beteiligten Gene (bzw. Genkomplexe) für die unterschiedliche Merkmalsausbildung verantwortlich zu machen sind, kann an dieser Stelle nicht durchgeführt werden. Diese Frage würde den Rahmen der vorliegenden Arbeit verlassen, da sie nicht zu trennen ist von der Diskussion der Ursachen der genetischen Varianz bei den anatolischen Cyprinodontiden. Dieses Phänomen läßt sich jedoch nicht allein von den verschiedenen Beschuppungsmerkmalen her erörtern. Eine zusammenfassende Stellungnahme wird im Zusammenhang mit der geplanten systematischen Neuordnung aller vorderasiatisch-mediterranen Cyprinodontiden erfolgen. Zieht man aus den Ergebnissen der Auflöserversuche systematische Konsequenzen, so läßt sich die Situation der endemisch anatolischen Zahnkarpfen gegenwärtig etwa wie folgt umreißen:

1. Die genetische Analyse der Auflöserversuche bestätigen andere Untersuchungen zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen, wonach die Gruppe der normal beschuppten, endemischen *Aphanius*-Populationen mindestens zwei systematischen Einheiten im Spezies-Rang angehören. Es sind dies:
   a) die sogenannten Kizilirmak-Populationen, d. h. Populationen normal beschuppter Zahnkarpfen mit quergestreiften ♂♂-Formen, die im Einzugsgebiet des „Roten Flusses“ (= Kizilirmak), im Osten und Nordosten des Verbreitungsgebietes vorkommen und
   b) die sogenannten eigentlichen zentral-anatolischen Populationen, mit ebenfalls quergestreiften ♂♂-Formen, die voneinander isolierte Gewässer auf der zentral gelegenen Hochsteppe Anatoliens, im Bereich der alten Seen-Becken des Tuz-Gölü und von Konya-Eregli bewohnen.
   Der Formenkreis der hier zusammengeschlossenen Populationen umfaßt mutmaßlich seinerseits zwei systematische Untereinheiten; von den Zentralanatoliern sensu stricto sind die beiden Populationen von Konya und Çumra höchstwahrscheinlich abzutrennen. Sie weisen nicht nur enge verwandtschaftliche Beziehungen zu den übrigen zentral-anatolischen Populationen auf, was auf Grund historischer Fakten zu erwarten war, sondern verfügen über nahezu entsprechend enge Bindungen zu Angehörigen südwest-anatolischer Populationen. Die Auflöserversuche haben gezeigt, daß diese beiden Populationen (Konya, Çumra) hinsicht-

lich der Anlage des Merkmals „normale Beschuppung“ sehr viel besser mit den überwiegend normal beschuppten Aci-Göl-Populationen (Gelif. Azmak) übereinstimmen, als mit irgendeinem der übrigen normal beschuppten Anatolier. Dieser Tatsache ist bei der in Aussicht genommenen systematischen Neuordnung Rechnung zu tragen.

2. Die engen verwandtschaftlichen Affinitäten der verschiedenen Aci-Göl-Populationen zueinander und ihre gemeinsame Geschichte zwingen dazu, sie trotz weitgehender Merkmalsunterschiede — die von überwiegend „normal beschuppt“ bis „schuppenreduziert“ reichen — als eine systematische Einheit anzusprechen. Da die überwiegend normal beschuppten Aci-Göl-Populationen einerseits als natürliche Einheit mit den übrigen Populationen dieses Sees aufzufassen sind, andererseits aber außerordentlich weitgehende Bindungen zu den Populationen von Konya und Çumra erkennen lassen, die ihrerseits Bestandteil einer zentral-anatolischen *Aphanius*-Einheit sind, müssen auch die Aci-Göl-Populationen mit in den übergeordneten Formenkreis der Gattung *Aphanius* einbezogen werden.

Es wird weiterhin die Aufgabe sein, die übrigen endemisch anatolischen Zahnkarpfen-Populationen den hier skizzierten systematischen Einheiten je nach ihrem verwandtschaftlichen Rang zuzuordnen. Dabei zeichnet sich die interessante Tatsache ab, daß den verschiedenen Beschuppungsphänotypen für sich genommen, kein systematischer Aussagewert zukommt: ± gleicher Ausbildungsgrad verbürgt nicht systematische Zusammengehörigkeit, Beschuppungsunterschiede nicht selbstverständliche Trennbarkeit der betrachteten Formen.

Schrifttum

Akşiray, F.: Türkische Cyprinodontiden I und II. Rev. Fac. Sc. Univ. d'Istanbul. Ser. B **13** (1948 a und b) 97—142 und 280—310.

— Genetical contributions to the systematical relationship of Anatolian Cyprinodont fishes. Hidrobiologi, Istanbul Univ. Fen. Fac., Ser. B **1** (1952) 33—83.

— und W. Villwock: Populationsdynamische Betrachtungen an Zahnkarpfen des südwest-anatolischen Aci-(Tuz-)Gölü. Zool. Anz. **168** (1962) 87—101.

Ermin, R.: Schuppenreduktion bei Zahnkarpfen (Cyprinodontidae). Rev. Fac. Sc. Univ. d'Istanbul, Ser. B **11** (1945) 217—272.

Karbe, L.: Cytologische Untersuchung der Sterilitätserscheinungen bei anatolischen Zahnkarpfen, ein Beitrag zum Speziationsproblem. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **59** (1961) 73—104.

Konuralp, N.: A study on the gonad morphology of Anatolian Cyprinodontids. Istanbul Univ. Fen. Fac., Ser. B **20** (1955) 175—198.

Kosswig, C.: Über die Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen. Hidrobiologi, Istanbul Univ. Fen Fac., Ser. B **1** (1953) 186—198.

— Über Makro- und Mikropopulationen des Zahnkarpfens Anatolichthys. Zool. Anz. **156** (1956) 75—90.

— und F. Sözer: Nouveaux Cyprinodontides de l'Anatolie centrale. Rev. Fac. Sc. Univ. d'Istanbul. Ser. B **10** (1945) 77—83.

Özarslan, S.: Recherches anatomiques et morphologiques sur les degrés de parenté (souche) des Cyprinodontides de l'Anatolie. Istanbul Univ. Fen Fac., Ser. B **23** (1958) 59—117.

Üztan, N.: Cytological investigation of the sexual differentiation in the hybrids of Anatolian Cyprinodontids. Rev. Fac. Sc. Univ. d'Istanbul, Ser. B **19** (1954) 245 bis 280.

Sözer, F.: Contributions à la connaissance des Cyprinodontides de la Turquie. Istanbul Univ. Fen Fac., Ser. B **7** (1942) 307—316.

Villwock, W.: Weitere genetische Untersuchungen zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen anatolischer Zahnkarpfen. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **56** (1958) 81—152.

Aus dem Institut für Phytopathologie Aschersleben der Biologischen Zentralanstalt der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
(Direktor: Prof. Dr. M. Klinkowski)

Beiträge zum Wirtspflanzenkreis von *Aphelenchoides ritzemabosi* und zur Biologie von *Panagrolaimus rigidus*

Von

W. Lehmann[1]

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 27. September 1962)

Im Frühjahr 1960 erhielt ich einen Zweig von einem Holunderstrauch (*Sambucus racemosa* L.), der durch eine außergewöhnliche Wuchsform aufgefallen war.[2] Wie aus Abbildung 1 ersichtlich ist, handelt es sich um eine starke, hexenbesenartige Verzweigung an verschiedenen Ästen. Eine Untersuchung auf Milben als vermutliche Urheber blieb ergebnislos. Auffallend war aber das Auftreten von Nematoden in den Knospen. Über die Untersuchungen an diesem Objekt soll im folgenden berichtet werden.

Fundort

Der *Sambucus*-Strauch wächst auf einem Gelände am Stadtrand von Aschersleben, das eine mit Betonbrocken übersäte Schuttfläche darstellt. Es hat sich hier eine mannigfaltige Baum- und Strauchflora neben wenigen angepflanzten Bäumen entwickelt. Der fragliche Strauch steht inmitten einer mit etwa faustgroßen Betonstücken bedeckten Fläche; benachbart sind einige Holundersträucher (*S. racemosa*, hauptsächlich aber *S. nigra* L.). Weder einer dieser Sträucher noch einer der vielen anderen gleicher Art im Gebiet zeigt ähnliche auffällige Wuchsformen. Etwa 2 m vom Strauch entfernt bilden *Tanacetum vulgare* L. und *Solidago* sp. dichte Bestände. Direkt unter ihm wachsen sehr vereinzelt aus den Spalten zwischen den Betonbrocken *Galium aparine* L. und

[1] Dr. W. Lehmann, Biologische Zentralanstalt, Aschersleben, Theodor-Roemer-Weg 4.

[2] Für die Überlassung des Materials bin ich Herrn Gartenbauingenieur H. O. Schmidt zu Dank verpflichtet.

Abb. 1a

Abb. 1b

Abb. 1. Ast von *Sambucus racemosa* mit auffällig starker Verzweigung (am 21. 3. 1960)

Mercurialis annua L. Der Erdboden war nach dem Wegräumen der Steine in einer Tiefe von etwa 30 cm noch nicht erreicht. Der Strauch wurzelt in spärlichen Erdresten zwischen den Betonbrocken (Abb. 2, 3).

Abb. 2

Abb. 3

Abb. 2 u. 3. Standort des untersuchten Holunderstrauches (Bildmitte), links *Tanacetum vulgare*, rechts *Solidago* sp.

Untersuchungstechnik

Zweigstücke des Holunderstrauches wurden am 31. 3. und 26. 7. 1960, am 29. 8. 1961 sowie am 3. 5. und 9. 7. 1962 entnommen und in den folgenden Tagen untersucht. Dabei kam die übliche, bei GOFFART (1930) angeführte Methode zur Anwendung: Blätter, Knospen und Stengelstücke wurden in kleine Stückchen zerschnitten und mit Wasser bedeckt. Nach einigen Stunden erfolgte mittels eines Binokulars die Auszählung der Nematoden, die die Pflanzenteile verlassen hatten. Spätere Nachprüfungen ergaben, daß außer dem Blattälchen, *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz 1911) Steiner et Buhrer 1932, noch eine zweite Art auftrat, nämlich *Panagrolaimus rigidus* (A. Schneider 1866) Thorne 1937.[3] Zuchten auf Chrysanthemenblättern nach der Methode von SANWAL

[3] Für die Bestimmung der Nematoden bin ich Herrn Dr. F. Paesler (Naumburg/Saale) sehr zu Dank verpflichtet.

(1959) hielten sich vom 24. 3. bis 13. 6. und vom 26. 7. bis zum 27. 10. 1960. Über die Eignung von *Panagrolaimus rigidus* zur Zucht soll an anderer Stelle berichtet werden.

Ergebnisse

In der ersten Probe vom 21. 3. 1960 wurden besonders viele Nematoden in einer schon weit entwickelten Blütenknospe gefunden, vereinzelte Tiere auch in trockenen und grünen Blattknospen.

Um eine exakte Aussage über die Verteilung der Nematoden in den Zweigen zu erhalten, wurden von einem Ast (Entnahme am 29. 8. 1961) Blätter, Knospen und Stengelabschnitte gekennzeichnet und jeweils getrennt auf Nematodenbesatz untersucht. Der Strauch selbst war um diese Zeit fast völlig verdorrt. Er trug keine Früchte und nur an einzelnen Ästen halb vertrocknete, bräunliche Blätter. An den Ausgangspunkten der Verzweigung (Abb. 4, *A*, *B* und *C*)[4] sowie auch an den Zweigen selbst befanden sich außer vertrockneten auch frische, grüne Knospen.

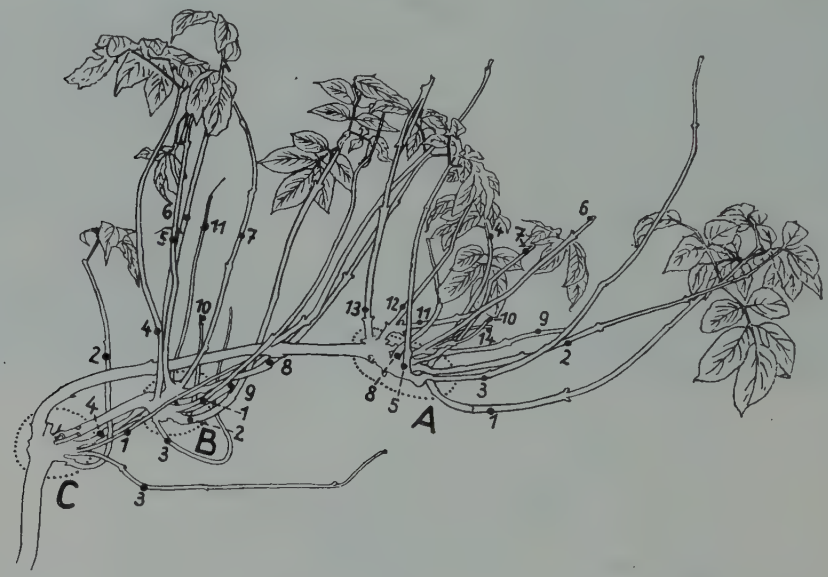


Abb. 4. Skizze eines Zweigabschnittes, entnommen am 29. 8. 1961

Wie aus der schematischen Darstellung (Abb. 5) ersichtlich ist, läßt sich keine Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Tiere erkennen. Im Mittel waren Knospen und Stengelabschnitte gleich stark befallen, während die Blätter fast ausnahmslos einen sehr starken Nematodengehalt hatten. Das ist nicht verwunderlich, da *A. ritzemabosi* als Blattbewohner bekannt ist. Da die Blätter bereits teilweise abgestorben waren, hatte auch *P. rigidus* gute Existenzmöglichkeiten;

[4] Für die Anfertigung der Zeichnungen (Abb. 4 und 5) danke ich Herrn Sahlmann.

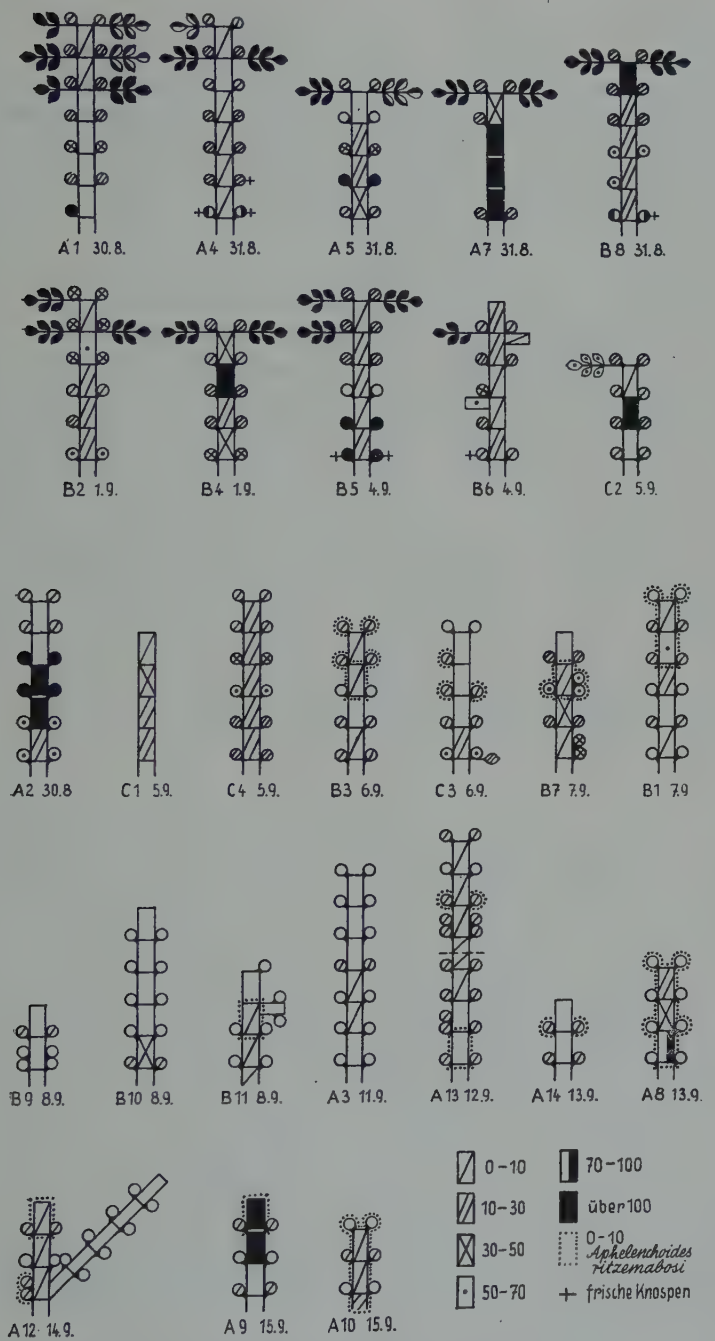


Abb. 5. Befall von Blättern, Knospen und Stengelabschnitten des in Abb. 4 dargestellten Zweiges mit *Panagrolaimus rigidus* und *Aphelenchoides ritzemabosi* (schematisch). Die Bezeichnung der Stengel entspricht der der Abb. 4, daneben das Datum der Untersuchung. Die gestrichelte Linie bei A 13 bedeutet, daß der Stengel an dieser Stelle abgeknickt war

die Art ist euryök und lebt in Erde, faulenden Substanzen, Mulm und Mist (Rühm 1956).

Der Befall der Knospen war sehr unterschiedlich. Es wurden große Älchenmengen in frischen (Abb. 5, *B*/5) wie auch vertrockneten Knospenresten (*A*/1, *A*/2, *A*/5) nachgewiesen, an der Stengelbasis (*A*/1) wie auch in mittleren Abschnitten (*A*/2). Auch in den Stengelstücken selbst waren die Nematoden z. T. recht zahlreich (*A*/2, *A*/7, *B*/4, *B*/8, *C*/2), mit zwei Ausnahmen (*A*/2, *A*/9), allerdings nur in den blatttragenden Stengeln.

Die Verteilung von *A. ritzemabosi*, die erst in den letzten Proben gesondert ermittelt wurde, ließ ebenfalls keinerlei Gesetzmäßigkeit erkennen. Die Art trat in Knospen und Stengelabschnitten auf, allein und auch mit *P. rigidus* gemeinsam. Verhältnismäßig viele *A. ritzemabosi* wurden — was aus Abbildung 5 nicht hervorgeht — in frischen Knospen aus dem Bereich *A* gefunden.

Eine weitere Untersuchung (Probe vom 9. 7. 1962) ergab bezüglich der Verteilung der Nematoden keine neuen Ergebnisse. Die Blätter waren allerdings in viel geringerem Maße als die der Probe vom 29. 8. 1961 befallen, soweit sie überhaupt Nematoden enthielten; die höchste Zahl war 21 (19 *A. ritzemabosi*, 2 *P. rigidus*). Aus diesem Grunde waren auch keine äußerlich sichtbaren Symptome (Braunfärbung) festzustellen. 88,6% der Tiere gehörten zu *A. ritzemabosi*. Bei einem blattlosen Zweig dieser Probe wurde die Rinde abgeschabt und gesondert untersucht. Sie enthielt, wie auch der innere Teil des Stengels, sehr viele Nematoden (jeweils über 100), und zwar fast ausschließlich *P. rigidus*. Sowohl in der Rindenschicht wie auch im Innern des Zweiges konnte *A. ritzemabosi* nachgewiesen werden, wenn auch nur zu 0,6 bzw. 1,4%.

Diskussion

Der Wirtspflanzenkreis von *A. ritzemabosi* ist mehrfach untersucht und erweitert worden (Junges 1938, Goodey 1958) und enthält nach den neuesten Ermittlungen von Sturhan (1962) 160 Pflanzenarten aus 40 Familien. Bevorzugt werden vor allem die Compositen, die ein Drittel aller Wirtspflanzen stellen. In keiner Aufstellung wurde bisher *S. racemosa* als Wirt erwähnt, auch kein anderer Vertreter dieser Familie (Caprifoliaceae). Sturhan (1962) nennt lediglich aus dieser Familie *Triostemum fragesii* Franch. als Wirt für *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema Bos 1891) Christie 1932.

Trotz der ausgesprochenen Polyphagie, die sich in dem großen Wirtspflanzenkreis dokumentiert, scheint *A. ritzemabosi* in diesem Wirt keine optimalen Lebensbedingungen zu finden bzw. sich noch nicht an diese Umgebung angepaßt zu haben, was sich aus der relativ geringen Größe schließen läßt (Länge ♀ 0,83—0,90 mm, ♂ 0,80—0,86 mm). Sie liegt aber immer noch im Bereich der diese Art kennzeichnenden Grenzen. Junges (1938) stellte bei *A. ritzemabosi* von Populationen aus verschiedenen Wirtsarten Größenschwankungen von 0,756 bis 1,036 mm (Länge der ♀♀) und 0,707 bis 0,915 mm (Länge der ♂♂) fest.

Aus der Beschreibung des Fundortes geht hervor, daß eine einleuchtende Deutung des Infektionsvorganges mit *A. ritzemabosi* kaum möglich ist. An

Pflanzen, die bisher als Wirte für diese Art bekannt geworden sind, käme im Umkreis von mindestens 30 m nur *Solidago* sp. in Frage; STURHAN (1962) fand *A. ritzemabosi* in *Solidago rupestris* Raf. Eine Überprüfung der dem Untersuchungsobjekt benachbarten Pflanzen blieb ergebnislos, auch Befallssymptome konnten weder bei dieser noch bei weiter entfernt stehenden Pflanzen gefunden werden. Eine direkte Übertragung durch Berührung oder aktive Wanderung ist ausgeschlossen, zumal nach Untersuchungen von HESLING und WALLACE (1961) die Ausbreitung von *A. ritzemabosi* nicht weiter als etwa 76 cm im Umkreis erfolgt. Ebenso ist eine Infektion durch den Menschen (abgelegene und schwer zugängliche Stelle!) oder durch Bespritzen der unteren Pflanzenteile mit nematodenhaltigen Bodenteilchen durch aufschlagende Regentropfen äußerst unwahrscheinlich. Eine Übertragung durch andere Organismen, besonders durch Insekten, ist z. B. für *A. cocophilus* Cobb 1919 nachgewiesen, aber bisher noch nicht bei einheimischen *Aphelenchoides*-Arten (GOFFART 1930).

Anders verhält es sich mit *P. rigidus*. RÜHM (1956) vermutet, daß die euryöken *Panagrolaimus*-Arten auch durch den Wind verbreitet werden können. Verschleppung durch Insekten ist nachgewiesen. Sie wird bei *P. rigidus* besonders dadurch wahrscheinlich, daß innerhalb der Gattung bisher nur bei dieser Art Winklarven festgestellt werden konnten (KÖRNER 1954). Durch dieses Winken wird die Aussicht auf Berührung mit einem Insekt, das dem Transport dienen soll, wesentlich erhöht.

Die Blätter werden zweifellos zuerst von *A. ritzemabosi* besiedelt. Die Vermehrung im Laufe des Sommers führt zu einem Höhepunkt der Populationsdichte im Herbst, allerdings ohne Ausbildung typischer Befallssymptome. Eine bräunlich-violette Verfärbung der Blattränder, auch ganzer Blätter, wie sie Anfang August 1962 auftrat, wurde nicht durch Älchenbefall hervorgerufen. An benachbarten Sträuchern zeigte sich die gleiche Verfärbung, ohne daß Nematoden in den Blättern nachzuweisen waren. Mit fortschreitendem Absterben der Blätter im Herbst wird der Lebensraum für *P. rigidus* immer günstiger, der nun erst zur Massenentwicklung kommt. Durch Zuchtversuche an Chrysanthemenblättern wurde bestätigt, daß Besiedlung und Massenvermehrung erst nach der Braunfärbung der Blätter erfolgen. Ob gegen Ende der Vegetationsperiode die Nematoden aus den Blättern in die Stengel und Knospen abwandern, konnte nicht festgestellt werden, ist aber kaum anzunehmen. Wahrscheinlich bleibt ein Teil der Nematodenpopulation in Knospen und Stengelstücken zurück; von diesen Punkten aus erfolgt dann im Frühjahr die Neubesiedlung der Blätter, sicher z. T. durch aktive Wanderung.

Die Voraussetzung für die Existenz einer Art in einer bestimmten Umwelt, besonders in extremen Verhältnissen, ist eine physiologische Anpassung an die ökologischen Bedingungen. Bezüglich der Nematoden kommt dabei der Trokkenresistenz eine besondere Bedeutung zu, da man bereits aus ihr allein weitgehende Rückschlüsse auf Lebensweise und Umweltbeziehungen der betreffenden Arten ziehen kann (KÄMPFE 1962). Die Lebensweise von *A. ritzemabosi* und *P. rigidus* erfordert ein hohes Maß an Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung. Bei *A. ritzemabosi* ist sie notwendig, um die Zeit zwischen Laub-

fall im Herbst und Neubesiedlung zu Beginn der Vegetationsperiode zu überbrücken. So ertrug in Versuchen von KÄMPFE (1962) von mehreren Arten (*Heterodera rostochiensis* Woll., *H. schachtii* Schm., *Diplogaster coronata* Cobb, *Turbatrix aceti* Müller) nur *A. ritzemabosi* längere Austrocknung; eine 27tägige Trockenhaltung verursachte nur unwesentliche Vitalitätsminderungen. Der Lebensraum von *P. rigidus* und anderen nicht wirtsspezifischen *Panagrolaimus*-Arten enthält normalerweise ausreichend Feuchtigkeit, kann aber auch sehr rasch austrocknen. Die große Trockenresistenz bzw. die Fähigkeit zur Anabiose, die weitestgehend allen *Panagrolaimus*-Arten zukommt (RÜHM 1956), wirkt sich daher zweifellos vorteilhaft, vor allem auch auf die Verbreitungsmöglichkeiten, aus.

Durch folgende Untersuchungen konnte die große Widerstandsfähigkeit von *P. rigidus* gegen ungünstige Existenzbedingungen deutlich gemacht werden. Der in Abbildung 1 dargestellte, am 21. 3. 1960 geholte Ast wurde als Anschauungsobjekt aufgehoben. Von diesem wurden zwei Stengelstückchen am 5. 10. 1961, also nach mehr als 18 Monaten, untersucht. Von 33 Knospen waren 24 mit Nematoden besetzt (insgesamt 51 Tiere, davon 7 *A. ritzemabosi*); ein kurzer Stengelabschnitt enthielt 60 Älchen. Obwohl die Äste in einem trokkenen, zentralgeheizten Raum lagerten, konnten nach der beträchtlichen Dauer der Anabiose 5 Tiere nach 12stündigem Aufenthalt in Wasser wieder in den aktiven Zustand zurückkehren. Alle 5 Älchen gehörten zu *P. rigidus*. Vom gleichen Ast wurden am 18. 7. 1962, rund 28 Monate nach der Entfernung vom natürlichen Standort, zwei weitere Stengelstückchen entnommen. Von den 47 gefundenen Nematoden — alle zu *P. rigidus* gehörend — zeigten nach 24stündigem Aufenthalt in Wasser 14 wieder aktive Bewegungen, nach 48 Stunden weitere 3 (insgesamt 35%). Diese große Widerstandsfähigkeit, zurückzuführen u. a. auf eine sehr derbe Kutikula (RÜHM 1956), läßt die Art für die Prüfung von Chemikalien auf nematizide Wirkung geeignet erscheinen, zumal die Zucht sehr leicht durchzuführen ist, so daß ständig größere Älchenmengen zur Verfügung stehen können.

Zusammenfassung

Als neue Wirtspflanze für *Aphelenchoides ritzemabosi* wird *Sambucus racemosa* nachgewiesen. Gemeinsam mit dieser Art trat *Panagrolaimus rigidus* in Blättern, Knospen und Stengeln auf. Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung auf die verschiedenen Pflanzenteile und im Verhältnis der Arten zueinander waren nicht festzustellen. Daß *P. rigidus* erst nach Absterben des Blattes in größerem Umfang in dieses Substrat einwandert und zur Massenvermehrung kommt, wurde durch Zuchtversuche auf Chrysanthemenblättern bestätigt. Die Infektions- bzw. Übertragungsmöglichkeiten für beide Arten werden diskutiert. *P. rigidus* erwies sich äußerst unempfindlich gegen Austrocknung.

Schrifttum

GOFFART, H.: Die Aphelenchen der Kulturpflanzen. Monographien zum Pflanzenschutz **4** (1930) 105.

Goodey, T.: The nematode parasites of plants catalogued under their hosts. Commonw. Agric. Bureaux, Farnham Royal, England (1958) 140.
Hesling, J. J., und H. R. Wallace: Observations on the biology of Chrysanthemum eelworm, *Aphelenchoides ritzemabosi* (Schwartz) Steiner in florists' *Chrysanthemum*. I. Spread of eelworm infestation. Ann. appl. Biol. **49** (1961) 159—203.
Junges, W.: Systematik und Variabilität der pflanzenparasitischen Aphelenchen sowie deren Verbreitung an verschiedenen Wirtspflanzen. Z. Parasitenk. **10** (1938) 559—607.
Kämpfe, L.: Vergleichende Untersuchungen zur Autökologie von *Heterodera rostochiensis* Wollenweber und *Heterodera schachtii* Schmidt sowie einiger anderer Nematodenarten abweichender Lebensstätten. Parasitolog. Schr.-Reihe **14** (1962) 205.
Körner, H.: Die Nematodenfauna des vergehenden Holzes und ihre Beziehungen zu den Insekten. Zool. Jb., Abt. f. Syst., Ökol. u. Geogr. d. Tiere **82** (1954) 245—353.
Rühm, W.: Die Nematoden der Ipiden. Parasitolog. Schr.-Reihe **6** (1956) 437.
Sanwal, K. C.: A simple method for rearing pure populations of the foliar nematode, *Aphelenchoides ritzemabosi*, in the laboratory. Canad. J. Zool. **37** (1959) 707—711.
Sturhan, D.: Über neue Wirtspflanzen der Blattälchen *Aphelenchoides fragariae* und *A. ritzemabosi*, mit Bemerkungen zu den Wirtspflanzenkreisen beider Nematodenarten. Anz. Schädlingskde **35** (1962) 65—67.

Aus der Limnologischen Flußstation der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Schlitz/Hessen

Die Larven- und Puppenbauten von *Diplectrona felix* Mc Lach. (Trichoptera)

Von

Werner Sattler[1]

Mit 1 Abbildung

(Eingegangen am 10. September 1962)

In der Literatur finden sich nur ungenaue Angaben über die Larven- und Puppenbauten der in Deutschland seltenen Gattung *Diplectrona* Westw. (Hydropsychidae):

„Les larves ... tissent, sous ou entre les pierres, des retraites qui n'ont pas encore été étudiées de façon précise" (Rousseau 1921). „... ähnliche Fangnetze bauend wie *Hydropsyche*" (Dittmar 1955). „... bei 2 Larven ... war ein Fangnetz ... vorhanden, wie bei *Hydropsyche*, aber schon zerfallen." „Es ist wahrscheinlich, daß die Larven Fangnetze bauen, ähnlich denen von *Hydropsyche;* im Material ... fanden sich 2 Fangnetze, bei welchen das Netzwerk durch Pflanzenfasern gestützt wird" (Ulmer 1957).

Da ich am 17. 6. 1962 Gelegenheit hatte, in einem Quellrinnsal des Aabaches bei Ahlbaum im Sauerland eine Anzahl Larven und Puppen nebst Bauten der

[1] Dr. Werner Sattler, Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Limnologische Flußstation, 6407, Schlitz/Hessen.

(einzigen deutschen) Species *Diplectrona felix* McLach. zu sammeln, möchte ich durch folgende kurze Mitteilung die Lücke in der Kenntnis dieser Form schließen:

Die Larven bauen Wohngehäuse, die im Prinzip denjenigen der Gattung *Hydropsyche* Pict. gleichen. Wie bei diesen kann man daran Netz, Netzrahmen, „Vorhof" und Wohnröhre unterscheiden (Abb. 1). Das Baumaterial der drei letzteren ist vegetabilisch (Grashalm- und Blattstückchen), selten sind Sand oder Steinchen eingebaut. (Bei *Hydropsyche*-Arten wird vegetabilisches und mineralisches Baumaterial gleichermaßen verwendet, die stark abgeleiteten Larvenbauten einer südamerikanischen *Macronema*-Art bestehen ausschließlich aus feinem Sand.)[2] Die 7 bis 11 mm lange Wohnröhre ist schwach gebogen und konisch, äußerer Durchmesser vorn 3 bis 4 mm, hinten 2 bis

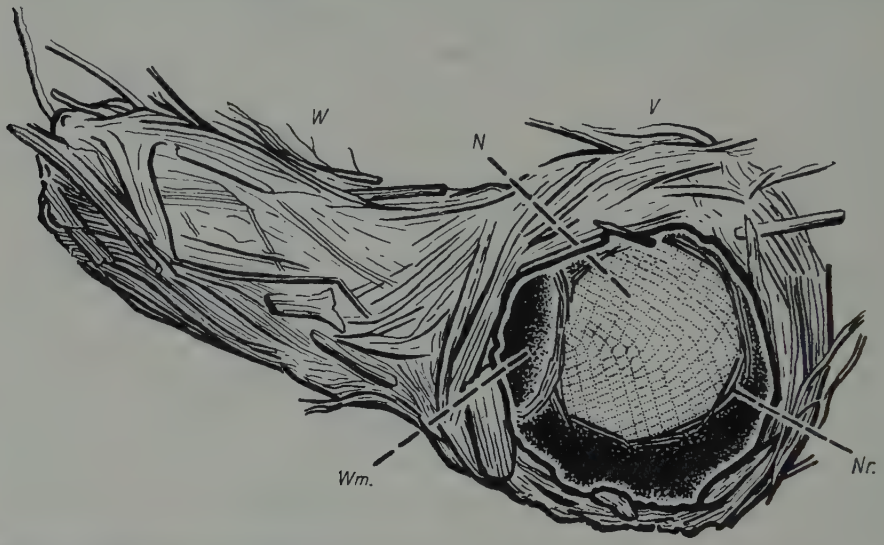


Abb. 1. Larvengehäuse von *Diplectrona felix* McLach. *N.* = Netz, *Nr.* = Netzrahmen, *V.* = Vorhof, *W.* = Wohnröhre, *Wm.* = Wohnröhrenmündung

3 mm. Oft überragen die Bauelemente die Röhre. Sie ist vorn und hinten offen (hinten zumindest unvollständig geschlossen) und innen mit einer schwachen Tapete aus wolligem Gespinst bekleidet. Die sauber gearbeitete, 2 bis 3 mm weite, Vordermündung ist kreisrund, ihr Saum etwas verdickt. An sie schließt der „Vorhof" an, eine kugelige Erweiterung mit zwei großen, seitlichen Durchbrüchen, in deren einem das Fangnetz eingebaut ist, das mit einem Teil seines Randes stets in Kontakt mit der Wohnröhrenvordermündung steht. Das Netz hat einen Durchmesser von 3 bis 5 mm und besteht aus Doppelfäden, die nach dem gleichen Schema geordnet sind wie bei *Hydropsyche* und *Macronema* (Reihen länglich-rechteckiger Maschen laufen schräg auf eine diametrale Zone

[2] Die Hydropsychidae werden in die Unterfamilien Diplectroninae, Hydropsychinae und Macronematinae eingeteilt (Ulmer 1957).

nicht rechteckiger Maschen zu). Die Größe der rechteckigen Maschen beträgt etwa $130 \times 190\,\mu$ (Mittelwerte von 40 Maschen aus 4 verschiedenen Netzen), ist also etwas geringer als bei den Hydropsychen, entsprechend den kleineren Körpermaßen der Larven. Ein das Netz umgebender Rahmen ist nicht sonderlich ausgeprägt.

Die Puppengehäuse sind länglich-oval, 11 bis 17×5 bis 10 mm, und bestehen aus relativ groben Steinchen von durchschnittlich 3 mm Durchmesser. Sie werden jedoch zu der länglichen, ventralen Öffnung des Gehäuses hin, mit der es dem Substrat aufsitzt, in der Regel kleiner. Bei keinem der 14 vorliegenden Puppengehäuse war pflanzliches Baumaterial verwendet. Die Innenausstattung mit Gespinst ist die gleiche wie bei *Hydropsyche:* Auf eine die Innenwand überziehende Schicht aus groben, wolligen Fäden folgt der papierartige, glänzende, graufarbene Kokon, der am Vorder- und Hinterende mit einigen respiratorischen Öffnungen von etwa 0,4 mm Durchmesser versehen ist. Diese Öffnungen korrespondieren mit Lücken zwischen den Bauelementen.

Schrifttum

Dittmar, H.: Ein Sauerlandbach. Arch. Hydrobiol. **50**, 3/4 (1955) 305—552.

Morton, K. J.: On the Preparaty Stages of *Diplectrona felix* McLach. Ent. Mon. Mag., Ser. 2, **IV** (1893) 84—86.

Rousseau, E.: Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe. Bruxelles 1921.

Ulmer, G.: Köcherfliegen (Trichopteren) von den Sunda-Inseln, Teil III. Arch. Hydrobiol. Suppl. XXIII, 2/4 (1957) 109—470.

Aus der Hermann Lietz-Schule, Spiekeroog
(Direktor: Dr. W. Humm)

Die Beziehungen zwischen Temperatur und Hell-Dunkel-Farbwechsel bei der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.)

Von

H. H. Bernhard Kruppert und Meertinus P. D. Meijering[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 3. September 1962)

Der Farbwechsel der Teleostier unterliegt regulativen Einflüssen, welche sowohl vom hormonalen als auch vom nervösen System ausgehen können (Stephenson u. Stewart). Erstere Möglichkeit sehen Hogben und Landgrebe als die mehr altertümliche an. Die zusätzliche Einschaltung des Nerven-

[1] H. H. B. Kruppert, Schlitz/Hessen, Otto-Zinsser-Str. 9. Dr. M. P. D. Meijering, Hermann Lietz-Schule, Spiekeroog/Nordsee.

systems in den Farbwechsel brachte den Vorteil, daß Farbadaptationen an farblich wechselnde Umgebungen wesentlich beschleunigt werden konnten, sowie auch, daß die Fischhaut Musterungen annehmen kann (STEPHENSON u. STEWART). Demnach können wir bei raschen und komplizierten Farbwechselerscheinungen schließen, daß darin nervöse Regulationen zumindest vorherrschend sind.

In älterer Literatur, in der der Farbwechsel der Fische Gegenstand einer allgemeinen Besprechung ist, wird meist davon ausgegangen, daß sich nervöse Regulierungen in den Chromatophoren der Haut in einheitlicher Weise vollziehen. So findet man bei SCHNAKENBECK Verhältnisse, die v. FRISCH bei der Pfrille (*Phoxinus laevis* L.) fand, allgemein auf Heterosomata übertragen. Neuere Werke weisen jedoch, fußend auf eine inzwischen stark angewachsene Spezialliteratur, auf die Vielfalt der Kontrollmöglichkeiten des Nervensystems auf die Chromatophoren der verschiedenen Spezies hin (STEPHENSON u. STEWART, COLIN NICOL). Es wird deutlich, daß man durch Vergleiche mit anderen Arten für die Regulation des Farbwechsels einer bestimmten Spezies nur Möglichkeiten diskutieren kann. Wie die Dinge schließlich liegen, können jedoch nur experimentelle Untersuchungen an der Art selbst ergeben.

Einen sehr raschen Farbwechsel besitzt *Pleuronectes platessa* L., eine Art, die im ostfriesischen Wattenmeer sehr häufig ist. Bei Niedrigwasser finden sich Schollen in seichten Gewässern am Rand von Prielen. Diese Areale können von der Vogelwelt gut eingesehen werden. Rasche und wirklich gute Farbadaptationen erscheinen demgemäß als eine Voraussetzung für die Besiedlung des genannten Lebensraums.

Wir hatten die Möglichkeit, Schollen über längere Zeit in Aquarien zu halten, einigen Versuchsbedingungen zu unterwerfen sowie auch im Watt der Insel Spiekeroog zu beobachten. Unsere Ergebnisse haben noch vorläufigen Charakter und sollen zunächst nur dazu dienen, weitere Untersuchungen anzuregen.

Zuerst sei hier eine Reihe von Beobachtungen wiedergegeben, die wir an Schollen außerhalb unserer Versuchsbedingungen machten, und die uns helfen können, nachstehende Versuchsergebnisse näher zu erklären.

Tote und sterbende Schollen, wie sie von Fischkuttern angelandet werden, sind meist schiefergrau, eine mittlere Farbstufe zwischen Hell-Sandfarben und Schwarz, Farben, die *Pleuronectes platessa* im Leben durch Kontraktion und Expansion der Melanophoren annehmen kann. Auch ein schneller Tod durch Dekapetieren führt unmittelbar zu einem schiefergrauen Farbton der Haut. Hierin können jedoch bei Anwesenheit zahlreicher Lipophoren und Iridocyten Tönungen nach Grün und Gelbbraun enthalten sein. Diese Elemente der Farbgebung sollen hier jedoch nicht berücksichtigt werden.

Mittlere Grautönungen sind die Regel bei Schollen, die sich in den erwähnten Wattprielen aufhalten. Die Tiere sind damit angeglichen an die Farbe des dort vorherrschenden Schlicksandes. Dunkler sind Schollen, die sich unter überhängenden Kleischichten aufgehalten haben. Solche Höhlungen entstehen häufig durch Erosionskräfte der Gezeitenströme an den Prielrändern.

Werden Schollen aus dem Wattenmeer in unsere 1400 l Seewasser fassenden Schauaquarien gebracht, deren Boden mit groben Kieselsteinen bedeckt ist, so beobachtet man erst nach etwa drei Tagen eine Farbangleichung durch Fleckung der Haut, die weißen, grauen und schwarzen Kieselsteinen entspricht. STEPHENSON und STEWART wiesen darauf hin, daß Plattfische keine festliegenden Muster besitzen. Zumindest für *Pleuronectes platessa* müssen wir diese Aussage auf die Spezies als Ganzes beschränken. Individuelle Muster werden nämlich ausgebildet, die manchmal einfach, manchmal auch sehr kompliziert sind. Wir besaßen Tiere, die nur einen, etwa 1 cm² großen, dunklen Fleck auf der sonst hellen Augenseite ausbildeten, jedoch auch solche, bei denen helle und dunkle Flecke ähnlicher Größe sich über die ganze Haut verteilt abwechselten.

Diese Musterungen lassen sich leicht mit Einfarbigkeit abwechseln. Das läßt sich sehr einfach auf folgende Weise demonstrieren: Bunt adaptierten Schollen wird ein Stab über den Kopf gehalten, der ihre Aufmerksamkeit vom Untergrund weg nach oben lenkt. Nach etwa einer halben Minute bemerkt man, daß die hellen Flecke dunkler und die dunklen heller werden, wodurch das Tier einfarbig wird in einem mittleren Grauton. Entfernt man nun den Stab wieder aus dem Gesichtskreis des Fisches, wird nach einiger Zeit, je nach dem, wann die Scholle den Untergrund wieder beobachtet, dieser Vorgang wieder rückläufig. Ähnliches läßt sich beobachten, wenn Schollen an einfarbigen Wänden umherschwimmen und nach einiger Zeit wieder auf dem bunten Untergrund „landen". Wichtig ist nun, daß sich nach einer solchen Behandlung jeweils das gleiche bunte Muster wieder einstellt. Wir konnten feststellen, daß ein einmal in unserem Aquarium erworbenes Farbmuster oft jahrelang beibehalten wurde.

Werten wir diese Beobachtungen vorläufig aus, so ergibt sich, daß wir das postmortale Schiefergrau als Ruhefarbe ansehen können, bei dem die Melanophoren in einem Ruhezustand mittlerer Expansion sein dürften. Schollen auf Schlicksand in ihrem natürlichen Lebensraum können diesem Farbton weitgehend entsprechen. Übertragung von Schollen auf einen bunten Untergrund ruft innerhalb von drei Tagen eine Fleckung hervor, die danach mit Einfarbigkeit sehr rasch gewechselt werden kann. Diese Musterung ist zwar nicht artspezifisch, wird jedoch individuell festgelegt.

In der Literatur wird meist von Aufhellung und Verdunklung gesprochen. Dabei bleibt offen, ob unter Verdunklung das Erreichen der Farbstufe Schiefergrau oder der Farbstufe Schwarz zu verstehen ist. Es ist erforderlich, diese Farben zu unterscheiden, da wir, wenn wir Grau als Ruhefarbe bezeichnen dürfen, den Farbwechsel nach Schwarz als einen aktiven Farbwechsel ansehen müssen, ebenso wie den Wechsel nach Hell-Sandfarben. Die mittlere Einstellung der Chromatophoren wäre dann auf einen Wegfall von Erregungen zurückzuführen (Ruhelage). Sehr helle und sehr dunkle Tönungen im Untergrund würden Reize darstellen, während Grau keinen Reizwert besitzt. Daß diese Betrachtungsweise den Gegebenheiten nahekommt, soll mit der Besprechung unserer Versuchsreihen aufgezeigt werden.

Als Versuchstiere dienten 5 erwachsene Exemplare von *Pleuronectes platessa* L., die in einem 129×72×50 cm großen Becken untergebracht wurden, das mit Hilfe eines hochziehbaren, mattierten Glasschiebers in zwei Teile unterteilt war. Der Untergrund war im einen Teil hell-sandfarben, im anderen Teil schwarz. Die Seitenwände waren nach zwei Seiten hin seegrün; eine Wand bildete die mattierte Glasscheibe, und die letzte Wand wurde von einer Klarglasscheibe eingenommen, die Sicht in den schwach beleuchteten Aquarienraum ermöglichte. Das ganze Becken wurde mittels einer Tageslichtröhre gleichmäßig durchleuchtet.

Der Salzgehalt des Seewassers, in dem die Tiere gehalten wurden, betrug etwa 32‰. Gefüttert wurde mit ausgenommenen *Mytilus edulis* L. Zum Versuch wurden nur solche Schollen verwendet, die Nahrung annahmen, womit angezeigt war, daß sie sich eingewöhnt hatten.

Mittels einer Unterwasser-Heizröhre wurde das Aquarium auf die gewünschte Temperatur gebracht bzw. gehalten. Nach Temperaturänderungen wurde jeweils zunächst mit Versuchen gewartet, bis sich die Tiere an die neue Temperatur adaptiert hatten. Zwischen zwei Versuchsreihen wurde die Temperatur um 2 °C geändert.

Im Versuch wurden die Tiere von einem Teil des Beckens in den anderen gelassen, wonach dann die Zeit gemessen wurde, die zur farblichen Angleichung an den neuen Untergrund benötigt wurde. Die Versuche wurden mehrfach durchgeführt an mehreren Exemplaren. Die Kurven enthalten die errechneten Mittelwerte.

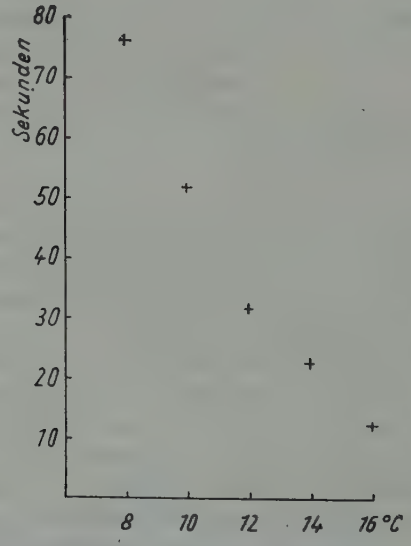


Abb. 1. Dauer des Farbwechsels der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) von Sandfarben nach Schwarz bei verschiedenen Temperaturen

Die Kurve auf Abbildung 1 zeigt die Geschwindigkeit des Farbwechsels vom Sandfarbenen zum Schwarzen im Temperaturbereich von 8 bis 16 °C. Von einer mittleren Geschwindigkeit von 75,8 Sekunden bei 8 °C verringert sich die Dauer

des Farbwechsels bis zu 12,1 Sekunden bei 16 °C. Eine Abhängigkeit der Dauer der Farbangleichung an neue Untergrundeindrücke von der Temperatur ist klar zu erkennen.

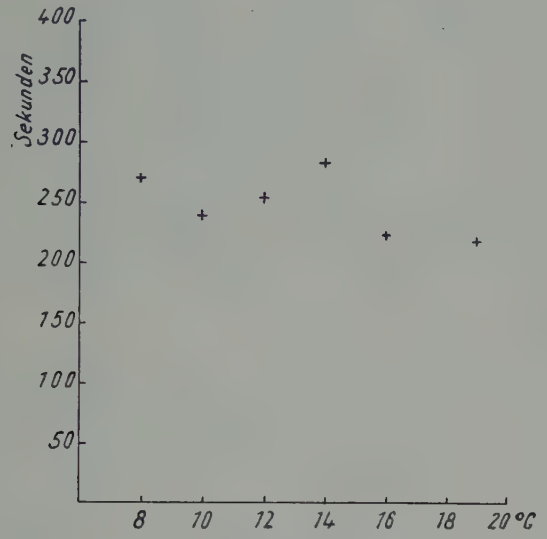


Abb. 2. Dauer des Farbwechsels der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) von Schwarz nach Sandfarben bei verschiedenen Temperaturen

Ein ganz anderes Ergebnis ist jedoch aus der Kurve auf Abbildung 2 zu ersehen für den Wechsel von Schwarz nach Sandfarben. Im Temperaturbereich 8 bis 19 °C ist eine Temperaturabhängigkeit des Farbwechsels nicht zu erkennen. Weiterhin ist deutlich, daß der Wechsel vom dunklen zum hellen Farbton wesentlich mehr Zeit beansprucht als der umgekehrte. Die Mittelwerte schwanken zwischen 220 und 285 Sekunden.

Diesen Tatbestand können wir uns nur damit erklären, daß wir es bei diesen beiden einander entgegengesetzten Farbangleichungen mit zwei verschieden gesteuerten Vorgängen zu tun haben.

Schon lange ist bekannt, daß der Farbwechsel nach Hell, d. h. die Kontraktion der Melanophoren, bei der Scholle auf Erregungen zurückzuführen ist, die über den Sympaticus an die Chromatophoren gelangen (POUCHET). Ähnliche Verhältnisse fand v. FRISCH bei der Pfrille (*Phoximus laevis* L.). Ein Aufhellungszentrum wies v. FRISCH bei der Pfrille im verlängerten Mark nach. Verdunklung der Pfrille hielt v. FRISCH für einen zentralen Hemmungsvorgang. Auch SAND und WARING deuten den Farbwechsel von *Fundulus* auf diese Weise.

Unsere Befunde an *Pleuronectes* können so jedoch nicht hinreichend erklärt werden. Die Hemmung eines Aufhellungszentrums dürfte bei der Scholle nicht weiter führen als bis zum eingangs erwähnten Schiefergrau. Eine maximale Expansion der Melanophoren, die das Tier schwarz werden läßt, muß ge-

sondert ausgelöst werden. Einige Möglichkeiten sollen hier erörtert werden, wie dieser Farbwechsel gesteuert werden könnte.

Zunächst wäre die Wirksamkeit von Hormonen zu erwägen. Rote und gelbe Chromatophoren sind bei Pfrillen nicht innerviert. Sie werden hormonal, d. h. durch Infundin beeinflußt (GIERSBERG). BÖTTGER gelang es, auch Melanophorenexpansion hervorzurufen, indem er Intermedininjektionen bei Pfrillen durchführte. Es erscheint jedoch fraglich, ob eine solche Injektion bei der Scholle zur maximalen Expansion der Melanophoren führen würde. Wir möchten vermuten, daß sich eine entsprechend behandelte Scholle bis zu Schiefergrau verdunkeln würde, was einer hormonalen Hemmung der Erregungen aus dem Aufhellungszentrum gleichkäme. Vor allem jedoch spricht die hohe Geschwindigkeit des Schollenfarbwechsels nach Schwarz gegen eine hormonale Steuerung. Außerdem können bunte Muster, die schwarze Flecken enthalten, auf diese Weise nicht erklärt werden. Eine nervöse Erregung zur Melanophorenexpansion dürfte demnach maßgebend sein.

In Frage käme eine zusätzliche Innervation der Melanophoren vom parasympathischen System her, das unter der Kontrolle des Talamencephalon steht. Doppelte Innervation dieser Art fand man bereits bei Melanophoren von *Fundulus* und *Phoximus* (ABRAMOWITZ, PARKER, GRAY). Es wäre also notwendig nachzuprüfen, ob eine doppelte Innervation der Melanophoren auch bei den Schollen zu finden ist. Erregungen aus Bereichen des Großhirns würden auch verständlich machen, daß sich Schollen leicht schwarz färben, wenn sie in Furcht versetzt werden, beispielsweise, wenn der Versuch gemacht wird, sie einzufangen.

Die allgemeine Erregbarkeit der Tiere steigt mit der Temperatur. Hiermit möchten wir die Tatsache der Temperaturabhängigkeit des Farbwechsels nach Schwarz in Zusammenhang bringen. Andererseits ist nunmehr deutlich, daß der über den Sympathicus gesteuerte Farbwechsel nach Hell von der Temperatur nicht abhängt und zudem langsamer abläuft.

Schließlich wäre bei der Annahme einer doppelten Innervation, die von verschiedenen Zentren ausgehend und über verschiedene Bahnen verlaufend die Melanophoren erreicht, die Möglichkeit der Adaptation an bunten Untergrund leichter verständlich. Bestimmte Bahnen könnten Erregungen zur Expansion, andere solche zur Kontraktion weiterleiten. Hierfür spricht, daß sich aus grauer Umgebung im Watt eingefangene Schollen erst im Verlauf einiger Tage ein buntes Muster aneignen können, wobei sich entsprechende Bahnen offenbar erst einschleifen müssen sowie auch die Tatsache, daß dieses einmal erworbene Muster dann beibehalten wird und rasch mit Einfarbigkeit gewechselt werden kann.

Der Gesamtfarbwechsel von Schwarz nach Weiß und umgekehrt kann durch häufige Wiederholung der Versuche eingeschliffen werden, wie HILL, PARKINSON und SOLANDT für *Paralichthys albiguttus* nachwiesen. Diese Autoren verringerten durch Wiederholung der Versuche die Zeit des Schwarz-Weiß-Farbwechsels und umgekehrt von 5 Tagen auf 2 Minuten. Bei *Pleuronectes platessa* konnten wir jedoch ähnliches nicht konstatieren. Das mag mit der Ein-

farbigkeit des Untergrundes im Wattenmeer zusammenhängen, wobei schon in der Natur eine Dressur auf Hell-Dunkel-Farbwechsel durch die unterschiedliche Belichtung stattfindet. Sehr dunkle Tiere konnten, wie erwähnt, im Freiland von uns beobachtet werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das postmortale Schiefergrau der Scholle der Ruhelage der Melanophoren entsprechen dürfte. Der temperaturunabhängige Farbwechsel nach Hell wird über den Sympathicus ausgelöst. Der Wechsel nach Schwarz ist dagegen temperaturabhängig, er könnte über das parasympathische System gesteuert werden. Diese doppelte Innervierung der Melanophoren, die noch des direkten Nachweises bedarf, wäre denkbar als Grundlage der Farbwechselsteuerung von *Pleuronectes platessa* L. Sie würde verständlich machen, daß Schollen auf buntem Untergrund individuell festliegende Muster erwerben, die jedoch nicht artspezifisch sind.

Schrifttum

Abramowitz, A. A.: The double innervation of caudal melanophores in *Fundulus*. Proc. Nat. Acad. Sci. **22** (1936) 233.

Böttger, G.: Über einen neuen Intermedintest und die Intermedinreaktion der Ellritze. Z. vgl. Physiol. **21** (1935) 415—428.

Colin Nicol, J. A.: The Biology of Marine Animals. Interscience Publishers, Inc., New York 1960, 707 S.

Frisch, K. v.: Beiträge zur Physiologie der Fischhaut. Pflügers Arch. ges. Physiol. **138** (1911) 319—387.

Giersberg, H.: Der Farbwechsel der Fische. Z. vgl. Physiol. **13** (1930).

Gray, E. G.: Control of the melanophores of the minnow (*Phoxinus phoxinus*). J. exp. Biol. **33** (1956) 448.

Hill, A. V., J. L. Parkinson and D. Y. Solandt: Photoelectric records of the colour change in *Fundulus heteroclitus*. J. exp. Biol. **12** (1935) 397.

Hogben, L., and F. Landgrebe: The Pigmentory Effector System. IX. The Receptor Fields in the Teleostean Visual Responses. Proc. Roy. Soc. B **120** (1940). (Zit. nach Stephenson and Stewart.)

Parker, G. H.: Chemical control of nervous activity. C. Neurohormones in lower vertebrates. In Band II von „The Hormones" (Herausg. G. Pincus and K. V. Thimann). Acad. Press, New York 1950.

Pouchet: Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Libr. Germer Baillière, Paris 1876. (Zit. nach v. Frisch.)

Sand, A.: The comparative physiology of colour response in reptiles and fishes. Biol. Rev. **10** (1935) 361.

Schnakenbeck, W.: Heterosomata. In: „Die Tierwelt der Nord- und Ostsee" (Herausg. G. Grimpe, E. Wagler und A. Remane). XII h. Akad. Verlagsges. Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig 1940.

Stephenson, E. M., and C. Stewart: Animal Camouflage. A. & C. Black, London 1955.

Waring, H.: The co-ordination of the vertebrate melanophore responses. Biol. Rev. **17** (1942) 120.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel

Zur Entwicklung von *Triops cancriformis* Bosc.

Von

Hjalmar Thiel[1]

(Eingegangen am 3. September 1962)

1. Einleitung

Über die Entwicklung der Notostraca ist bisher noch sehr wenig bekannt. Neben der Embryonalentwicklung, die nur in unzureichendem Maße untersucht worden ist (Piatakor 1925), ist vor allem die Frage zu klären, welche Voraussetzungen überhaupt erfüllt sein müssen, damit die Entwicklung der Eier stattfinden kann.

Im westlichen Europa kommen zwei Arten mit sehr weiter Verbreitung vor: *Triops cancriformis cancriformis* Bosc. und *Lepidurus apus apus* (L.). Auf Grund der Beobachtung ihrer ökologischen Ansprüche, die diese beiden Arten stellen, wurde allgemein angenommen (z. B. Abonyi 1911, Grasser 1933), die Eier müßten austrocknen, um sich entwickeln zu können. Für *Lepidurus apus* hält Abonyi (1910) das Ausfrieren der Eier für notwendig.

Diese Anschauung steht im Widerspruch zu der bereits im Jahre 1756 von Schäffer gegebenen sehr ausführlichen Beschreibung „Der krebsartige Kiefenfuß mit der kurzen und der langen Schwanzklappe". Schäffer konnte im Raume Regensburg für mehrere Jahre einige Populationen von *L. apus* (mit der kurzen Schwanzklappe) beobachten und hat für diese Art bereits experimentell nachgewiesen, daß die Entwicklung ohne Austrocknung stattfinden kann, und er nimmt für *T. cancriformis* (mit der langen Schwanzklappe) das gleiche an. Du Reau de la Gaignonniere (1908) beobachtete in einem Tümpel gleichzeitig Exemplare verschiedener Stadien von *L. apus*, die er für drei Generationen hielt: 1. reife Tiere mit Eiern in den Bruttäschchen am 11. Beinpaar, 2. Tiere, die der Größe entsprechend kurz vor der Reife standen und 3. frisch geschlüpfte Exemplare. Matthias (1937) konnte experimentell die Entwicklung ohne Austrocknung für *T. cancriformis* bestätigen. Nach seiner Deutung werden zwei Sorten von Eiern gebildet, von denen sich die eine direkt entwickeln muß und nicht austrocknen darf, während die andere aus Dauereiern gebildet wird, die vor der Entwicklung austrocknen müssen.

Da heute vielfach noch die Ansicht vertreten wird, daß die Eier von *T. cancriformis* und von *L. apus* vor ihrer Entwicklung einer Diapause mit Austrocknung bedürften, sollen meine Beobachtungen an *T. cancriformis* mitgeteilt werden, zumal sie die Ergebnisse von Mathias nicht voll bestätigen.

Die Verbreitung der Notostraca im westlichen Europa ist kurz folgende: Der nördlichste Fundort von *Triops c. cancriformis* Bosc. ist durch Ardö (1948) von Öland (Schweden) bekannt geworden. Im Süden findet sich die Art bis Italien und Spanien und ist auch in

[1] Dr. Hjalmar Thiel, Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Hamburg 36, Holstenwall 24.

Nordafrika nicht selten. Für Deutschland ist sie zuletzt von BEISSENHIRTZ (1954) von Lage (Lippe) und von Coppenbrügge bei Hannover gemeldet worden.

Lepidurus a. apus findet sich nach meinen Beobachtungen regelmäßig in der Elbeniederung oberhalb von Hamburg, und dieses scheint gleichzeitig sein nördlichstes Vorkommen zu sein. In Süditalien wird er durch *L. a. lubbocki* (LONGHURST 1955) und in Norwegen (SØMME 1934, RUNNSTRÖM u. MÄÄR 1950, BERG 1954) und auf Spitzbergen (OLOFSON 1918) durch *L. arcticus* ersetzt. *L. arcticus* ist die einzige Art, die auch in tieferen Seen vorkommt und dort als Fischnahrung einige Bedeutung gewinnt (SØMME, BERG). (Zur Systematik und Verbreitung der Gattungen *Triops* (4 Arten) und *Lepidurus* (5 Arten) siehe LONGHURST 1955.)

2. Material und Methode

Das Material für diese Untersuchungen erhielt ich von Herrn Dr. K. HERBST[2] aus einem Tümpel bei Sinsheim, das, bevor ich es bekam, schon einmal durchgezüchtet worden war und von Herrn Dr. W. BEISSENHIRTZ[2] aus einem Tümpel bei Lage. Die Bodenproben, in denen die Eier vorhanden sein sollten, wurden in Aquarien mit Leitungswasser übergossen. Die nach vier Tagen geschlüpften Nauplien wurden mit Biomin und mit Chlorella gefüttert, während die Adulten Regenwurmstücke und kleine Kaulquappen bekamen. Die Experimente mit getrockneten und nicht getrockneten Eiern wurden in ½-Liter-Schalen durchgeführt.

3. Die Beobachtungen

In der Tabelle 1 sind die Ergebnisse zusammengestellt, die das Lagermaterial erbrachte. Aus den am 12. 8. in das Wasser gebrachten Eiern schlüpften nach vier Tagen 12 Nauplien, von denen vier Exemplare bis zum 5. 9. eine Länge von 16 mm (gemessen von der Vorderkante des Rückenschildes bis zum Ende des Abdomens) erreicht hatten und Eier in den Bruttäschchen am 11. Beinpaar trugen, während die anderen Tiere nach und nach gestorben waren. Am 16. 9. lebten noch drei Exemplare, die nun auf 23 mm herangewachsen waren, aber an diesem Tage konserviert werden mußten.

Das Zuchtaquarium blieb während längerer Zeit unberührt stehen, und als ich etwa drei Wochen später zurückkam, fand ich am 8. 10. zwei Größenklassen vor, die sich also ohne Austrocknung entwickelt haben mußten. Ein Exemplar hatte bereits eine Größe von 13 mm erreicht und war reif, während die zweite Größenklasse 14 Tiere umfaßte, die an diesem Tage 7 mm lang waren. Das Alter dieser Tiere dürfte 14 bzw. 7 Tage betragen haben. Die kleineren Tiere erreichten eine Woche später mit etwa 10 mm Länge die Reife, und das letzte starb einen Monat alt. Parallel zu diesen beiden Gruppen entwickelte sich noch ein Exemplar, das ich am 15. 10. zum ersten Male beobachten konnte und 5 mm maß. Es starb nach 14 Tagen ohne reif geworden zu sein.

Diese drei Gruppen lassen sich mit Sicherheit als nicht verschiedene Generationen ansprechen. In der Woche vom 18. bis 25. 11. schlüpften indessen

[2] Beiden Herren danke ich für die Überlassung des Materials.

Tabelle 1

Daten zur Entwicklung von *Triops cancriformis* Bosc., drei Generationen ohne Austrocknung

Generation I

12. 8. Probe angesetzt
15. bis 16. 8. Nauplien schlüpfen
26. 8. 12 Exemplare, 6 mm
5. 9. 4 Exemplare, reif, 16 mm
9. 9. 4 Exemplare, reif, 20 mm
16. 9. 3 Exemplare, reif, 23 mm

Generation II

8. 10. 1 Exemplar, reif, 13 mm
15. 10. 1 Exemplar, reif, 15 mm
22. 10. 1 Exemplar, reif, 15 mm
28. 10. 1 Exemplar, reif, 16 mm
2. 11. Exemplar am Sterben

8. 10. 14 Exemplare, 7 mm
15. 10. 14 Exemplare, reif, 10 mm
22. 10. 11 Exemplare, reif, 10 mm
28. 10. 8 Exemplare, reif, 10 mm
2. 11. 1 Exemplar, reif, 11 mm
8. 11. Exemplar am Sterben

15. 10. 1 Exemplar, 5 mm
22. 10. 1 Exemplar, 6 mm
28. 10. Exemplar am Sterben

Generation III

19. 11. 3 Exemplare, 2 mm
25. 11. 12 Exemplare, 4 mm
11. 12. 12 Exemplare, reif, 6 mm
3. 1. 5 Exemplare, reif, 8 mm
10. 1. 5 Exemplare, reif, 8 mm
17. 1. 1 Exemplar am Sterben

12 Exemplare, die die dritte Generation darstellten. Es ist die zweite Generation, die sich ohne Austrocknung entwickeln konnte.

Tabelle 1 zeigt weiter, daß die Endgröße der Tiere und diejenige Größe, bei der die Tiere die Reife erreichten, von der ersten bis zur letzten Generation offenbar abnahmen. Werden die Tiere mitberücksichtigt, die im Lager Tümpel die Ausgangsgeneration gebildet haben, so ergibt sich folgende Reihe für die Größe bei Erreichen der Reife und die Endgröße (in Klammern):

Ausgangsgeneration im Tümpel	?	
1. Generation im Aquarium	16 mm	(23)
2. Generation im Aquarium	13 mm	(16); 10 mm (11)
3. Generation im Aquarium	6 mm	(8)

Diese Größenverringerung der reifen Tiere kann eine normale Erscheinung für eine Generationenfolge sein. Ich nehme indessen an, daß die Größen-

abnahme durch die Änderung des Milieus im Aquarium bedingt ist, in dem die Verhältnisse absichtlich nicht beeinflußt wurden.

Entsprechende Beobachtungen konnte ich auch an dem Sinsheimer Material machen, das zur Überprüfung der Ergebnisse von MATHIAS zu weiteren Versuchen verwendet wurde. Um die Eier in größerer Anzahl zu erhalten und um sie nicht aus dem Substrat des Aquariums aussuchen zu müssen, wurden die Tiere in eine Petrischale mit nur wenig Wasser gelegt. Sie begannen sich stark zu krümmen, mit dem Abdomen zu schlagen und dabei die in den Bruttaschen befindlichen Eier abzulegen. Die auf diese Weise erhaltenen Geschwistereier wurden jeweils in zwei Gruppen aufgeteilt und die einen in Aquariumwasser ohne vorherige Austrocknung zur Entwicklung aufgestellt, während die anderen zunächst getrocknet wurden. Von je 75 Eiern kamen 74 bzw. 73 zur Entwicklung, und die restlichen drei entwickelten sich auch nach erneutem Eintrocknen nicht. Die Nauplien der getrockneten Eier schlüpften nach drei und vier Tagen, während diejenigen, die im Wasser verblieben waren, 13 bis 15 Tage benötigten.

4. Diskussion

Meine Beobachtungen an *Triops cancriformis* bestätigen die Ergebnisse von SCHÄFFER (1756) für *Lepidurus apus* und von MATHIAS (1937) für *T. cancriformis* und zeigen noch einmal, daß die Entwicklung der Eier der Notostraca auch ohne Austrocknung ablaufen kann. Den drei Generationen hätten sicher noch weitere folgen können, wenn das Medium in einem geeigneten Zustand erhalten worden wäre. Bei diesem Versuch ist aber absichtlich keine Veränderung der Zuchtbedingungen, wie sie sich von selbst ergeben haben, vorgenommen worden.

Es muß nun geprüft werden, welche Umstände zu den Anschauungen der anderen Autoren geführt haben können. Hier ist zunächst anzuführen, daß die ephemeren Tümpel in vielen Fällen nicht so lange bestehen, daß sich zwei oder noch mehr Generationen entwickeln können. Außerdem wächst die erste Generation so schnell heran, daß die Individuen eine ansehnliche Größe erreichen, bevor Feinde auftreten. Für die nachfolgenden Generationen bilden indessen die sich in der Zwischenzeit entwickelnden Räuber eine Gefahr. An dem von mir untersuchten Fundort von *L. apus* konnten die Larven vom Gelbrandkäfer *Dytiscus marginalis* und vom kleinen Kolbenwasserkäfer *Hydrophilus caraboides* beobachtet werden. Die Feinde dürften es auch sein, die ein Vorkommen der Notostraca in beständigen Tümpeln und Seen verhindern, da hier die Austrocknung als den Lebensraum einschränkender Faktor fortfällt.

In die Reihe der Feinde für die Juvenilen müssen offenbar auch die Adulten der eigenen Art mit einbezogen werden. Bei voll lebensfähigen Tieren tritt nach meinen Beobachtungen kein Kannibalismus auf. Wird jedoch ein Exemplar schwach, so wird es von den anderen angefressen. Es ist daher durchaus denkbar, daß *T. cancriformis* — besonders unter ungünstigen Nahrungs-

bedingungen — seine eigenen Nachkommen frißt. Hierfür spricht auch die Beobachtung, daß sich niemals junge Tiere zu entwickeln schienen, solange adulte Tiere im Aquarium vorhanden waren. Beim Durchwühlen des Schlammes nehmen die Adulten wahrscheinlich die gerade schlüpfenden Nauplien auf, die, nachdem die äußere harte Schale der Eier aufgebrochen ist, nur noch durch eine weiche Haut geschützt sind. Außerdem sind die Nauplien nach dem Schlüpfen nicht sofort voll bewegungsfähig, so daß die erwachsenen Tiere sie leicht erreichen können.

Aus den Versuchen ergab sich für die Entwicklung ohne Austrocknung eine Zeit von 13 bis 15 Tagen, und Tabelle 1 zeigt, daß diese Zeit auch etwa zwischen den einzelnen Generationen gelegen haben muß. Das Schlüpfen der nachfolgenden Generation hat also erst stattgefunden, nachdem die vorhergegangene Generation wenigstens nahezu abgestorben war. Wäre die dritte Generation bereits nach 15 Tagen geschlüpft, so hätte sie am 23. 10. auftreten müssen, da die ersten Eier der zweiten Generation am 8. 10. abgelegt worden sind. Stattdessen erschien die dritte Generation erst am 19. 11., also 11 Tage nach dem Tode des letzten Exemplars der zweiten Generation. Diese relativ kurze Zeit von 11 Tagen bedeutet aber nicht, daß die Zeit vom Ablegen der Eier bis zum Schlüpfen von 13 bis 15 auf 11 Tage verkürzt worden ist, denn das einzelne, bereits geschwächte Tier hat in den letzten Tagen nur wenig oder keine Nahrung mehr aufgenommen und den Schlamm nicht mehr vollständig durchgewühlt. Diese Annahme des Kannibalismus für *T. cancriformis* widerspricht allerdings den Beobachtungen von Du Reau de la Gaignonniere an *L. apus*, der drei Größen bzw. Reifestadien gleichzeitig in einem Tümpel fand.

Meine Ergebnisse bestätigen also die Beobachtungen von Schäffer und von Mathias, soweit sie sich auf die Möglichkeit einer Entwicklung ohne Austrocknung der Notostraca beziehen. Die Auffassung von Mathias, es gäbe zwei Sorten von Eiern, läßt sich indessen aus meinem Material nicht belegen. Die von einem Tier abgelegten, jeweils in zwei gleich große Gruppen aufgeteilten Eier entwickelten sich zu fast 100%, sowohl mit als auch ohne vorherige Austrocknung. Wären die beiden von Mathias genannten Eisorten auch in meinem Material vorhanden gewesen, so hätte in beiden Gruppen nicht ein so hoher Prozentsatz an Nauplien schlüpfen dürfen. Diesem Ergebnis entsprechend, muß vielmehr angenommen werden, daß die Eier beide Potenzen besitzen, sich also sowohl mit als auch ohne Austrocknung entwickeln können.

Die Notostraca stellen eine sehr alte Crustaceengruppe dar, die offenbar in die ephemeren Tümpel verdrängt worden ist und hier überleben konnte, da ihre Eier austrocknen können, die Entwicklung nach der Austrocknung besonders schnell verläuft und der Lebensraum arm an Feinden ist. Die biologische Bedeutung der beiden Entwicklungsmöglichkeiten liegt in der Erhöhung der Fortpflanzungsrate und damit in der Erhaltung der Art.

5. Zusammenfassung

a) Die Eier von *Triops cancriformis* bedürfen vor der Entwicklung nicht unbedingt einer Diapause mit Austrocknung. In einem Aquarium entwickelten sich nacheinander drei Generationen, von denen nur die erste aus getrockneten Eiern gezüchtet wurde, während die beiden folgenden nach dem Absterben der vorherigen Generation ohne Austrocknung auftraten.

b) Die Entwicklung der Eier dauert nach Austrocknung 3 bis 4 Tage, ohne Austrocknung 13 bis 15 Tage.

c) Es wird offenbar nur eine Sorte von Eiern gebildet, die sich sowohl mit als auch ohne Austrocknung entwickeln kann.

6. Schrifttum

Abonyi, S.: A levéleslábú rakok életmédja és a Limnadia lenticularis magyarorszdgi elöfor du lása. Allattani közleménzyek, **9** (1910) 88—95. Deutsche Zusammenfassung S. 105. — A levéllábú petéinek kikeléséröl. Allattani közleménzyek, **10** (1911) 171—176. Deutsche Zusammenfassung S. 229.

Ardö, P.: Some notes on Phyllopods in temporary pools of the Alvar of Öland in South Sweden. Acta Univ. Lund, N. S. Ard. 2, **44** (1948) 1—9.

Beissenhirtz, W.: Beobachtungen am Kiefenfuß (*Triops cancriformis* Bosc.). Mitt. Lippische Gesch. Landeskde **23** (1954) 307—311.

Berg, M.: New Localities of *Lepidurus arcticus* Pallas in North Norway. Astarte **9**, Tromsø Museum (1954) 1—5.

Gaignonniére, L. Du Reau de la: Note sur l'apparition fréquente de *Lepidurus productus* (Leach) aux environs d'Augers. Bull. Soc. Sc. Nat. Nantes (2) 8 (1908) 187—191.

Grasser, J.: Die exkretorischen Organe von *Triops* (*Apus*) *cancriformis* Bosc. Z. wiss. Zool. **144** (1933) 317—362.

Longhurst, A. R.: A Review of the Notostraca. Bull. Brit. Mus. Zool. III. 1 (1955) 1—57.

Mathias, P.: Biologie des crustacées phyllopodés. Act Ind. Sci. (1937).

Olofson, O.: Studien über die Süßwasserfauna von Spitzbergen. Zool. Bidr. Uppsala, **6** (1918) 183—646.

Piatakor, M. L.: Zur Embryonalentwicklung von *Lepidurus apus* und *Triops cancriformis*. Zool. Anz. **62** (1925) 234—236.

Runnström, S., und A. Määr: *Lepidurus arcticus* P. in Indalsälven und Faxälven watersystem, Sweden and Norway. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm **31** (1950) 147—150.

Schäffer, I. C.: Der krebsartige Kiefenfuß mit der kurzen und der langen Schwanzklappe. Regensburg (1756) 146.

Sømme, S.: Contribution to the biology of Norwegian Fish Food animals I. *Lepidurus arcticus* Pallas 1793 syn *Lepidurus glacialis* Kroyer 1847. Avhandl. Norske Videnskaps Akad. i Oslo **6** (1934) 1—36.

Nachtrag bei der Korrektur: In einer kürzlich erschienenen Arbeit[1] werden meine Ergebnisse insofern bestätigt, als von nur einer Sorte von Eiern gesprochen wird, die sich sowohl mit als auch ohne Austrocknung entwickeln kann.

[1] J. Hempel, Niektóre zagadnienia biologiczne i gospodarcze w badaniach nad przekopnica Triops cancriformis (Bosc).
Some biological and economic problems in studies on Triops cancriformis (Bosc).
Przeglad Zoologiczny **4**, 4 (1962) (Zusammenfassung englisch).

Für diese beiden Entwicklungsmöglichkeiten unterscheidet der Autor indessen zwei Naupliustypen, die ich nach der englischen Zusammenfassung zitiere:

„Two distinct larval forms were observed to occur: 1. white metanaupliuses — 0.75 mm of length; 2. pink metanaupliuses — 0.5 mm length. Under favourable environmental conditions pink metanauplius hatches from eggs laid the same year. If the environmental conditions are unfavourable (e. g. low oxidation) the eggs overwinter. From the overwintered eggs hatch next year, even under less favourable conditions, white naupliuses."

Epicuticle of some Indian scorpions

By

S. C. Shrivastava[1]

(Eingegangen am 15. August 1962)

Introduction

Shrivastava (1957) showed that the epicuticle of the Indian scorpions *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* is not hardened by -S-S- bonds. Lal and Shrivastava (1957) showed that the epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* does not contain chitin. The present investigations on the epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* report its composition and structure in these scorpions.

Material and Methods

Methods described by Dennell (1947), Cowdry (1948), Glick (1949) and Pearse (1960) were employed for testing the presence of paraffin, phenols, aromatic cross linkages, protein and lipoids in the epicuticle of the sclerite hard cuticle of these scorpions. Observations have been summarized in the following table.

Observations

Table

Discussion

Krishnan (1953) found a paraffin layer in the epicuticle of the scorpion *Palamnaeus swammerdami*. He described the layer as staining blue with Mallory's triple stain. Kennaugh (1959) reported paraffin layer in the epicuticle of the scorpions *Pandinus* and *Scorpiops* as a layer too thin to measure. Shri-

[1] Dr. S. C. Shrivastava, Zoological Laboratory, University of Lucknow, Lucknow, India.

Table

	Reactions	Epicuticle inner	Epicuticle outer	Remarks
Appearance	Untreated	greenish yellow		
	MALLORY's triple stain	unstained		
Resistance	Chlorated HNO_3 (cold)	+	+	1. dissolved liberating oily droplets and yellowish green colour
	on warming	+	+	
	on heating	−[1]	+	
	on heating strongly	−	−[1]	
	Conc. KOH at 180 °C	+	+	
Paraffin	Extraction with chloroform, xylol, ether, acetone, benzene and toluene	no dissolution		no waxy residue left on evoporation of the solvents left after the extraction
Phenol or Phenolic-tanning.	Ferric chloride	−	−	
	Argentaffin	−	+[2] (weak)	2. outer surface only
	Chromaffin	−	−	
	Diaphanol	−	−	
	Mallory chlorated HNO_3	same reaction as in untreated condition		
Protein	Biuret	−	−	
	Xanthoproteic	+	+	
	Millon's	−	−	
	Morner's	+++	+++	
	Aldehyde	−	−	
	Romieu	−	−	
	Ninhydrin	++	+ (weak)	
	Alloxan	+ (weak)	+++	
	Auxenfeld	−	−	
Lipoid	Sudan IV and Sudan Black	++	+	
	Osmic acid	+	−	
	Liebermann Burchardt	+	+++	
	Copper Pthalocyanin	+	+ (weak)	
	Sudan after extraction with ether, acetone, benzene, xylol or chloroform	stained as previous to extraction		
	Sudan after treatment with conc. KOH at 180 °C	stained as previous to treatment		
	Sudan after Diaphanol treatment	stained as previous to treatment		
	Sudan after chlorated HNO_3 followed by extraction with alkali or chloroform	−	−	

VASTAVA (1955) did not find paraffin layer in the epicuticle of the scorpions *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* or any layer of the epicuticle of these scorpions which would stain blue with MALLORY's stain. The present investigations confirm that paraffin layer is not present in the epicuticle of the Indian scorpions *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* as no layer of the epicuticle dissolved even after prolonged extraction of the cuticle with chloroform and other solvents indicated in the table nor was left any wax residue on evoporation of the solvents used in the extraction. Paraffin layer is also not present in the post moult cuticle of *Buthus* (KRISHNAKUMARAN 1960).

KENNAUGH (1959) discovered a layer beneath the paraffin layer in the epicuticle of *Pandinus* and *Scorpiops* which stained red with MALLORY's stain. No layer of the epicuticle either in *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* (SHRIVASTAVA 1955) or in *Palamnaeus swammerdami* (KRISHNAN 1953) was reported to stain red with MALLORY's stain. KENNAUGH (1959) reported two layers beneath the red staining layer of the epicuticle of *Pandinus* and *Scorpiops* which were unstainable, resistant to acid, Diaphanol or potash treatment and gave negative Chitosan test. KENNAUGH (1959) assumed that these two layers in *Pandinus* and *Scorpiops* contained chitin and designated them as hyaline exocuticles. The epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* which is two layered and nonstaining (SHRIVASTAVA 1955) was also found resistant to acid, Diaphanol or potash treatment and gave negative Chitosan test. LAL and SHRIVASTAVA (1957) showed that it did not contain chitin. KENNAUGH (1959), however, remarks "... both authors (i. e. KRISHNAN 1953, SHRIVASTAVA 1955) refer to the equivalent of the hyaline exocuticle of *Pandinus* and *Scorpiops* as the inner epicuticle or epicuticle. ... If the epicuticle of these scorpions is not readily descernible then it was natural for SHRIVASTAVA (1955) to interpret the layers as inner and outer layers of the epicuticle." Present author as per reasons stated above maintains that these two layers in *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* constitute epicuticle and not exocuticle. There is also evidence to support this from the study of moulting in *Palamnaeus bengalensis* which will be published subsequently.

The epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* is not phenolic tanned and there is no polyphenol layer present in it. The results of the protein tests summarized in the table indicate presence of aromatic groups in the protein whereas those for lipoids the presence of sterol and phospholipid in the epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus*. The protein appears to be self tanned and the lipoids polymerized and bound more so in the outer epicuticle resulting in loss of its stainability. KRISHNAKUMARAN (1960) found that epicuticle of *Buthus* stained red in early post moult stage and was also soluble in alkali. WIGGLESWORTH (1933) showed in the moulting *Rhodnius* that when epicuticle is first laid down it is in the form of an exceedingly delicate non-resistant membrane. It is then impregnated with cuticulin which undergoes oxidation and polymerization. This imparts

some resistance to it. WIGGLESWORTH (1947) further stated that prior to phenolic tanning it showed loss of staining and became more resistant even to the cold chlorated nitric acid. When it was warmed in the chlorated nitric acid oily droplets were liberated first from the inner surface of the epicuticle. The remaining outer part of the epicuticle broke down liberating oily droplets only when it was strongly heated. DENNELL and MALEK (1955) also observed that the newly laid down epicuticle of the moulting cockroach was non-resistant and gave negative lipoid tests. It got modified by impregnation by lipoids of sterol type and later also by proteins containing aromatic groups which developed primary aromatic bonds of "self-tanning" and got combined with the sterol. This imparted resistance to the epicuticle. Its resistance was, however, enormously increased when it was finally tanned by phenols.

Association of aromatic protein, sterol and phospholipid in the epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* appears to be very strong as it was not broken by Diaphanol which destroys self-tanning and also brings about reversal of staining reactions of MALLORY in the treated epicuticle of cockroach (DENNELL and MALEK 1955). When the epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* was heated in concentrated chlorated nitric acid, lipids were released, first from the inner epicuticle and became extractable with the lipoid solvents. Both layers of the epicuticle of the scorpions *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* correspond with the cuticulin layer of *Rhodnius* (WIGGLESWORTH 1947) although the modifications (polymerization) exhibited by the epicuticle of *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* are more advanced than those in the cuticulin layer of *Rhodnius*.

Author is thankful to Prof. M. B. LAL for guidance and research facilities.

Summary

1. Histochemical investigations were made on the intermoult hard cuticle of the Indian scorpions *Palamnaeus bengalensis* and *Buthus tamulus gangeticus* to determine the composition and structure of the epicuticle of these scorpions.

2. Authors earlier observation (SHRIVASTAVA 1955) that paraffin layer is not present in the epicuticle of these scorpions was confirmed by more tests.

3. The epicuticle of these scorpions was found to contain lipoids of sterol type, phospholipid and protein containing aromatic groups.

References

COWDRY, E. V.: Laboratory technique in biology and medicine. The William and Wilkins Company, Baltimore 1948.

DENNELL, R.: A study of an insect cuticle: The formation of puparium of *Sarcophaga fulculata* Pand. (Diptera). Proc. R. Soc. London, Ser. B **134** (1947) 79.

— and S. R. A. MALEK: The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana* III. The hardening of the cuticle: Impregnation preparatory to phenolic tanning. Proc. R. Soc. London, Ser. B **143** (1955) 414.

GLICK, D.: Technique of histo- and cytochemistry. Interscience Publishers, Inc., New York 1949.

Kennaugh, J.: An examination of the cuticles of two scorpions *Pandinus imperator* and *Scorpiops hardwickii*. Quart. J. Micr. Sci. **100** (1959) 41.
Krishnakumaran, A.: The early post moult cuticle in *Buthus*. Quart. J. Micr. Sci. **101** (1960) 433.
Krishnan, G.: On the cuticle of the scorpion *Palamnaeus swammerdami*. Quart. J. Micr. Sci. **94** (1953) 11.
Lal, M. B., and S. C. Shrivastava: Absence of chitin in epicuticle of some Indian scorpions. Science **126** (1957) 508.
Pearse, A. G. E.: Histochemistry Theoretical and Applied. J. and A. Churchill Ltd. London 1960.
Shrivastava, S. C.: Some peculiarities of the structure of the cuticle of some Indian scorpions. Curr. Sci. **24** (1955) 24.
— Studies on the cuticle of some Indian scorpions: Sulphur linkage and Purines. Proc. Ind. Acad. Sci. **27** (1957) 74.
Wigglesworth, V. B.: The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triatomidae, Hemiptera); with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands. Quart. J. Micr. Sci. **76** (1933) 269.
— The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus*. Proc. R. Ent. Soc. London, Ser. B **134** (1947 b) 163.

Aus dem Institut für Tiersystematik der Universität Budapest
(Direktor: Prof. Dr. E. Dudich)

Ein neuer Regenwurm aus der Gattung *Lumbricus* Oligochaeta

Von

A. Zicsi[1]

Mit 1 Abbildung

(Eingegangen am 27. August 1962)

Die der Gattung *Lumbricus* angehörenden Regenwürmer besitzen in der Gesamtheit ihrer taxonomischen Merkmale äußerst große Ähnlichkeiten. Die Arten werden vorwiegend durch die verschiedene Ausdehnung der Gürtelorgane voneinander unterschieden, wobei in den meisten Fällen bereits die Verschiebung des Gürtels auch nur um ein Segment zur Aufstellung einer neuen Art vollständig ausreicht. So gestaltet sich z. B. bei der einen Gruppe der *Lumbricus*-Arten die Lage des Gürtels und der Pubertätswälle, vor dem 30. Segment beginnend, folgendermaßen:

	Clitellum	Zahl der Segmente	Tub.. pub.
L. rubellus Hoffm. 1843	26, 27—32, 33	6—7	27, 28—30, 31, 32
L. baicalensis Mchls. 1900	28—32	5	29—31
L. castaneus (Sav.) 1826	28—33	6	29—32
L. meliboeus Rosa 1884	29—33	5	30—32

[1] Dr. András Zicsi, Budapest, Puskinstr. 3.

Bei der anderen Gruppe, deren Gürtel nach dem 30. Segment beginnt, erstreckt sich das Clitellum wie folgt:

	Clitellum	Zahl der Segmente	Tub. pub.
L. terrestris L.	31, 32—37	6—7	½33—36
L. badensis Mchls. 1907	32—38	7	34—36
L. friendi Cognetti 1904	33—37, ½38	5,5½	34—37
L. festivus (Sav.) 1826	34—39	6	35—38
*L. polyphemus** (Fitz.) 1833	37. 38. 39—43. 44, 45, 46, 47	5—9	37, 38, 39, 40—43, 44, 45.

* Bei den in Ungarn untersuchten *L. polyphemus*-Exemplaren erstreckt sich der Gürtel vom 37., 38. bis 44., 45. Segment.

Wie aus der kurzen Darstellung zu ersehen ist, variiert die Ausdehnung des Gürtels nur bei *L. polyphemus* in größerem Ausmaße, bei den übrigen 8 Arten ist dieses Merkmal äußerst konstant und erlaubt mit Sicherheit die Begrenzung der einzelnen Arten.

Obwohl das Auffinden der eben erwähnten Arten, mit Ausnahme von *L. baicalensis* und *L. badensis,* vor die Jahrhundertwende fällt, welcher Umstand höchstwahrscheinlich mit der Lebensweise dieser Tiere im engsten Zusammenhang steht (wie bekannt, sind diese Regenwürmer Laubstreubewohner und so den Sammlern augenfällig gewesen), ist es jedoch nicht ausgeschlossen, daß aus der weiter oben angeführten orthogenetischen Reihenfolge Glieder fehlen, deren Vorkommen noch nachgewiesen werden kann (z. B. Regenwürmer mit einem Gürtel vom 30. Segment beginnend).

Das eben jetzt zur Beschreibung vorliegende Tier kann an die Spitze dieser Reihenfolge gestellt werden, da bei ihm der Gürtel in konstanter Weise an den Segmenten 26 bis 31 liegt, die Tubercula pubertatis an den Segmenten 27 bis 30.

Noch bevor auf die Beschreibung der neuen Art eingegangen wird, sollen die Erwägungen angeführt werden, welche mich veranlaßt haben, diesen Regenwurm als eine für die Wissenschaft neue Art zu betrachten. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die abweichenden Merkmale eben nur in dieser Gattung triftig genug sind, um eine neue Art aufstellen zu können.

Der Lumbricide wurde von mir zuerst am 18. 8. 1959 in Rumänien nahe Kronstadt (Braşov) auf dem Schuler (Postavar) in einer Höhe von ungefähr 1500 m in der Umgebung der Schutzhütte Postavarul gesammelt. Bei dieser Gelegenheit konnten 13 geschlechtsreife Exemplare erbeutet werden. Die abweichende Ausdehnung des Clitellums fiel mir bei der Bestimmung sofort auf, da jedoch sämtliche Tiere vollkommen gleichstark entwickelt waren und keine juvenilen bzw. solche Regenwürmer, bei denen der Gürtel nur gewissermaßen angedeutet gewesen wäre, vorlagen, wußte ich im ersten Augenblick nicht, ob dies nicht nur ein gewisses Entwicklungsstadium dieser Art ist. Es mußte also eine nächste Gelegenheit abgewartet werden, bei welcher neueres Material von demselben Fundort eingesammelt werden konnte. Ich fühlte mich deswegen veranlaßt, neues Material einzuholen, da ich inzwischen ein beträchtliches Lumbriciden-Material, insbesondere den Regenwurm *L. rubellus,* der der neuen

Art am nähesten steht, durchgesehen hatte und feststellen konnte, daß bei diesem Tier, wenn es noch nicht vollkommen geschlechtsreif ist, der Gürtel eine gewisse Verkürzung zeigt. Nachstehend führe ich von den nahezu 200 Fundorten, aus denen *L. rubellus* bezogen wurde, diejenigen an, wo die Ausbildung des Gürtels abweichend von der typischen Form war.

Die Zahlen vor den Fundorten beziehen sich auf die Inventarnummern der Sammlung.

100. Plese bei Kardasov (Tschechoslowakei), 29. 10. 1960, leg. Pfleger, 2 Expl.

Bei einem Exemplar lag der Gürtel auf dem 28. bis 32. Segment. Pubertätsstreifen auf dem 28. bis 31. Segment. Das andere Tier war normal entwikkelt. Es konnte einwandfrei festgestellt werden, daß wir es nicht mit *L. baicalensis* Mchls. zu tun haben, da die übrigen Merkmale nicht übereinstimmten. (Erhabene männliche Poren, die auf das 14. und 16. Segment übergehen und äußerst charakteristisch für *L. baicalensis* sind.) Es handelte sich um einen noch nicht vollkommen ausgebildeten Regenwurm, *Lumbricus rubellus*.

139. Zelezny Brod. (Tschechoslowakei), 27. 10. 1960, leg. Dr. K. Táborsky, Link und Dr. A. Zicsi, 1 Expl.

Das 3. und 4. Segment war bei diesem Regenwurm beschädigt und zu einem verschmolzen, dadurch lagen die männlichen Poren auf dem 14. Segment, der Gürtel an den Segmenten 26 bis 31, die Tubercula pubertatis an dem 27. bis 30. Segment. Wir stehen hier einer Anomalie gegenüber.

531. Aggtelek (Ungarn), 25. 3. 1961, leg. Dr. A. Zicsi, 3 Expl.

Bei 2 Exemplaren waren die Gürtelorgane normal ausgebildet, also vom 27. bis 32. Segment, Tubercula pubertatis vom 28. bis 31. Segment. Bei einem etwas weniger entwickelten Exemplar, wo die Tubercula pubertatis deutlich auf dem 28. bis 31. Segment zu erkennen waren, lag der Gürtel auf dem 27. bis 31. Segment.

548. Dunaföldár, Donauufer (Ungarn), 21. 2. 1961, leg. Dr. A. Zicsi, 15 Expl.

Bei 7 Exemplaren war der Gürtel normal entwickelt, bei einem reichte er vom ½ 27. bis ½ 32. Segment, Tubercula pubertatis an den Segmenten 28 bis 31, bei 7 Exemplaren wiederum lag der Gürtel auf dem 27., 28. bis 30., 31. Segment, die Tubercula pubertatis konstant auf dem 28. bis 31. Segment. Die letzteren Tiere waren noch nicht vollkommen geschlechtsreif.

637. Dunaföldvár, Donauufer (Ungarn), 19. 4. 1961, leg. Dr. A. Zicsi, 1 Expl.

Gürtel auf der rechten Seite vom 27. bis 32. Segment, Tubercula pubertatis auf dem 28. bis 31. Segment, auf der linken Seite erstreckte sich der Gürtel vom 26. bis 31. Segment, Tubercula pubertatis vom 27. bis 30. Segment. Hier stehen wir offensichtlich wieder einer Anomalie gegenüber.

659. Balatonboglár (Ungarn), 4. 4. 1961, leg. Dr. A. Zicsi, 2 Expl.

Bei einem Exemplar lag der Gürtel auf dem ½ 27. bis 32. Segment, Tubercula pubertatis auf dem 28. bis 31. Segment. Beim anderen Tier erstreckte sich der Gürtel vom 27. bis 31. Segment, die Tubercula pubertatis auf dem 28. bis 30. Segment. Das letztere Tier war ebenfalls noch nicht vollkommen geschlechtsreif.

Aus den angeführten Beispielen geht also einwandfrei hervor, daß eine Ausbildung des Gürtels nur bis zum 31. Segment bei *L. rubellus* entweder eine Anomalie ist oder der Wurm ist noch nicht vollständig geschlechtsreif.

Trotz dieser Befunde nützte ich dieses Jahr die Gelegenheit aus und sammelte an dem bereits erwähnten Fundort neues Material. Die Sammlung erfolgte am 21. 7. 1962, bei welcher Gelegenheit 26 Individuen der neuen Art erbeutet werden konnten. Es gelang nun, vollständig geschlechtsreife, weniger entwickelte und auch juvenile Tiere zu erbeuten. Die geschlechtsreifen Würmer waren den vor drei Jahren gesammelten vollständig gleich. Es ließ sich nun auch ein Vergleich mit den weniger entwickelten machen, so daß ich auf Grund der neuerlich durchgeführten Untersuchung vollkommen überzeugt bin, einer neuen Art gegenüberzustehen.

An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß ich bei dieser Gelegenheit das Terrain bis 1800 m durchsucht habe, die neue Art jedoch nur in einer Höhe von 1200 bis 1500 m erbeuten konnte, aber hier an mehreren Stellen weit entfernt voneinander. In den anderen Bergen um Kronstadt herum erfolgten in den vergangenen Jahren ebenfalls öfters Sammlungen, doch gelang es mir dort nie, diesen Wurm aufzufinden.

Interessant ist es weiterhin, daß *L. rubellus* in der Umgebung von Kronstadt von mir ebenfalls nicht angetroffen werden konnte und auch in der Faunenliste von Pop (1949) wird er aus dieser Gegend nicht angeführt. Der nächste Fundort, wo ich *L. rubellus* erbeuten konnte, war in etwa 30 km Entfernung, nahe Zerneşti am Fuße des Königsteins (Piatra Craiului) in ungefähr 700 bis 800 m Höhe (3. 8. 1961).

Lumbricus improvisus spec. nov.

Länge: Typus 58 mm, Breite 3,8 mm, Segmentzahl 87 (bei den übrigen Tieren, Länge: 38 bis 59 mm, Breite 3 bis 4 mm, Segmentzahl 52 bis 93).

Farbe: Dorsalseite braunviolett mit Kupferreflex. Ventralseite hell wie bei den übrigen Arten. 9., 10., 11., 12. Segment seitlich halbkreisförmig bis zur Borstenlinie *cd* auffallend weiß.

Abb. 1. *Lumbricus imrovisus* spec. nov. Seitenansicht

Kopf tanylobisch. Segmente einfach, ohne sekundäre Ringelung. Erster Rückenporus in der Intersegmentalfurche 7/8. Borsten eng gepaart. $aa > bc$; $ab = cd$, $dd = \frac{1}{2}\,\mu$ oder $aa : ab : bc : cd : dd = 7 : 1 : 6 : 1 : 15$. Samentaschenporen 2 Paar in der Intersegmentalfurche 9/10, 10/11 in der Borstenlinie *cd*. Ventralborsten des 9., 10. 11., 12. Segments auf Drüsenpapillen. Weibliche Poren oberhalb der Borstenlinie *b* des 14. Segmentes. Männliche Poren auf dem 15. Segment klein, ohne Drüsenhöfe. Gürtel an den Segmenten 26 bis 31. Tubercula pubertatis vom 27. bis 30. Segment.

Innere Merkmale: Dissepimente 5/6 bis 8/9 ganz schwach verdickt. 3 Paar Samensäcke im 9., 11. und 12. Segment. Das hintere Samensackpaar ist am größten und reicht bis ins 15. Segment. 2 Paar Samentaschen im 9. und 10. Segment. Die 2 Paar Hoden und Samentrichter sowie das Samentaschenpaar des 10. und das Samensackpaar des 11. Segmentes sind in eine unpaare, suboesophagitale Samenblase eingeschlossen. Kalkdrüsen im 11. und 12. Segment gut entwickelt. Kropf im 15. bis 16. Segment, Muskelmagen im 17. bis ½ 19. Segment. Letztes Paar Herzen im 11. Segment.

Fundort. Rumänien, Schuler (Postavar), nahe Kronstadt (Braşov) in ungefähr 1500 m Höhe.

Typus: Befindet sich in der Privatsammlung des Autors (Inventarnummer L. 6.).

Die neue Art wurde in der Gesellschaft von *D. rubida* (Sav.) 1826, *D. octaedra* (Sav.) 1826, *D. byblica* (Rosa) 1893 und *E. submontana* (Vejd.) 1875 in Tannenlaubstreu, unter morschem Holz angetroffen.

Schrifttum

Pop, V.: Lumbricidele din România. An. Acad. Rep. Pop. Rom. 1 (1949) 123.

Zwei neue Collembolenarten aus den Karpathen

Von

Josef Nosek[1]

Mit 2 Tafeln

(Eingegangen am 25. Februar 1962)

In dem Collembolenmaterial aus der Niederen Tatra fand ich zwei Formen, die ich als spezifisch neu ansprechen muß.[2]

Folsomia strenzkei n. sp.

Allgemeine Kennzeichnung

Folsomia strenzkei gehört zu den Folsominen der quadrioculata-Gruppe. Sie hat große Ähnlichkeit mit *Folsomia quadrioculata* (Tullb.) und *Folsomia nana* Gis., ist aber durch ihre 2 + 1 + 2 oder 3 + 3 Borsten auf der Ventralseite des Manubriums und den Bau des Postantennalorgans gut von derselben zu unterscheiden.

---

[1] Josef Nosek, Virologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava 9, ČSSR.

[2] Herrn Dr. E. von Törne, Jena, bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes zu Dank verpflichtet.

Beschreibung

Kopf: Antennen = 64 : 69. Das Längenverhältnis der einzelnen Antennenglieder ist wie 10 : 15 : 17 : 27. Das Antennalorgan I und III ist vorhanden. Antennalorgan IV mit halbkugeligem Endkolben; Riechhaare an der Spitze etwas abgestumpft.

Ommen 2 + 2. Das Postantennalorgan lang elliptisch, mit Einschnürungen in der Mitte und 5 Borsten am Rande. Seine Länge entspricht dem Abstand der beiden Ommatiden einer Seite (PAO = 4,5mal länger als der ⌀ einer Ommatide). Auf der Linie zwischen der vorderen und der hinteren Omme sind 3 Borsten vorhanden.

Klaue und Empodialanhang innen unbezahnt, mit sehr kleinen Seitenzähnen. Tibiotarsale Keulenhaare fehlen.

Ventraltubus mit 10 Borsten. Tenaculum mit 4 + 4 Zähnen an den Rami und einer Borste am Corpus. Manubrium auf der Ventralseite gewöhnlich mit 3 + 3 kräftigen Borsten. Dens ventral mit 11 und dorsal mit 4 Borsten; auf der Dorsalseite geringelt. Manubrium : Dens : Mucro = 28 : 22 : 5. Abd. V jederseits mit 1 Sinneshaar. Die Langborsten am Körperhinterende 4,0 bis 5,4 mal so lang als der Mucro.

Die Tiere erreichen eine Länge (ohne Antenne und Furca) von 1 bis 1,1 mm; sie sind graublau gefärbt. Das Pigment ist körnig in unregelmäßigen Flecken über den ganzen Körper verteilt. Ventralseite schwächer pigmentiert, Segmentgrenzen blaß. Beine, außer den Coxen und der Furca, unpigmentiert. Dunkle Ommenflecken manchmal fehlend.

Vorkommen: Niedere Tatra, Bystrá-Tal, Piceeto-Fagetum silicicolum, in einem Fichten-Buchenbestand, wo Moose, *Oxalis acetosella, Prenanthes purpurea, Lactuca muralis, Luzula nemorosa, Aspidium filix mas* und Bergahorn- und Fichtenkeimlinge wachsen. Proben aus Streu, Detritus- und Humusschichten (13. 8. 1961 leg. Autor). Holotypus ♀, Allotypus ♂ mit mehreren Paratypen (in Liquide de Swan) in meiner Sammlung.

Ich widme diesen Artnamen dem Andenken an den hochverehrten Forscher und Pedozoologen, Herrn Prof. Dr. habil. KARL STRENZKE †, Wilhelmshaven.

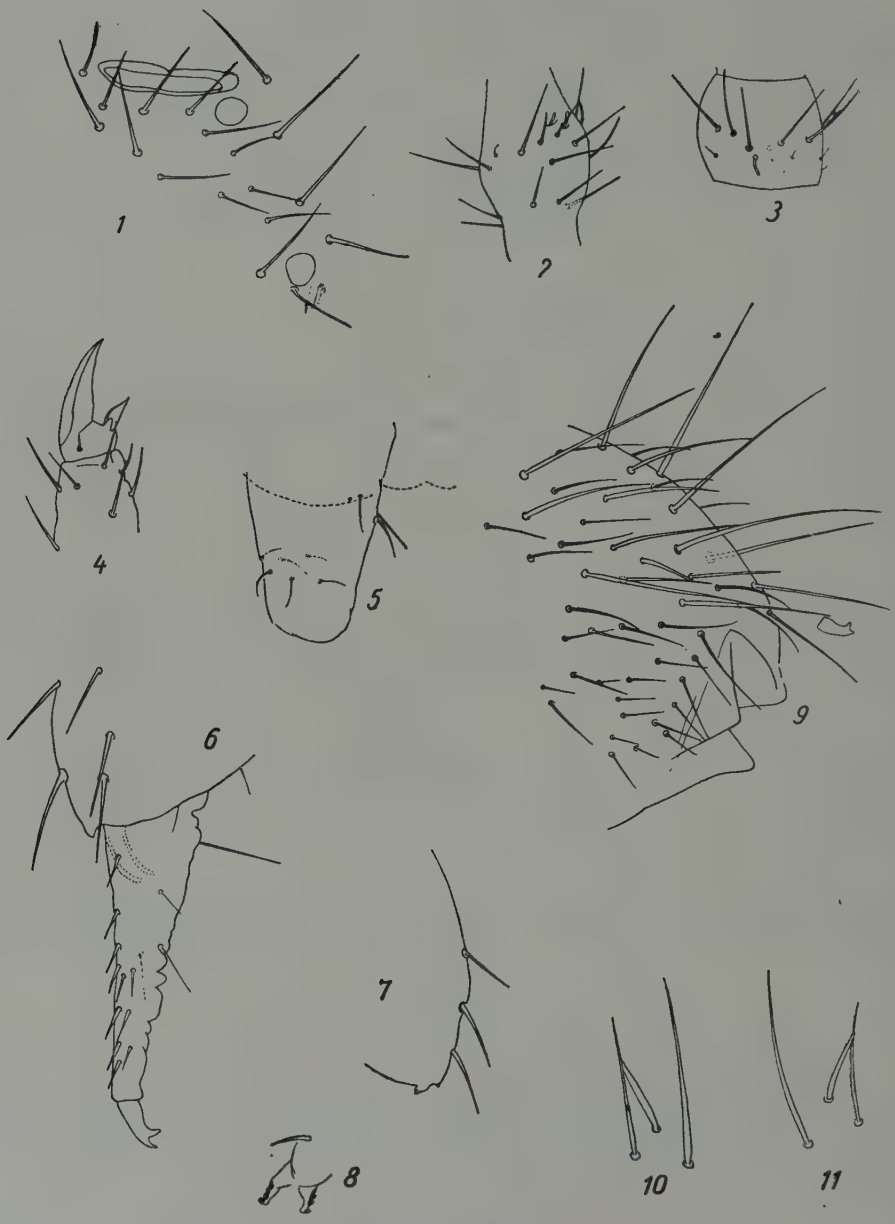
Onychiurus (*Onychiurus*) *kratochvíli* n. sp.

Allgemeine Kennzeichnung

Onychiurus kratochvíli gehört zu den Onychiuriden der fimetarius-Gruppe. Er steht dem *Onychiurus fimetarius* sensu STACH (1954) sehr nahe, ist aber durch sein Männchenorgan auf den Abd.-Sterniten II + III gut unterscheidbar. Bei *O. fimetarius* fehlt das Männchenorgan ganz.

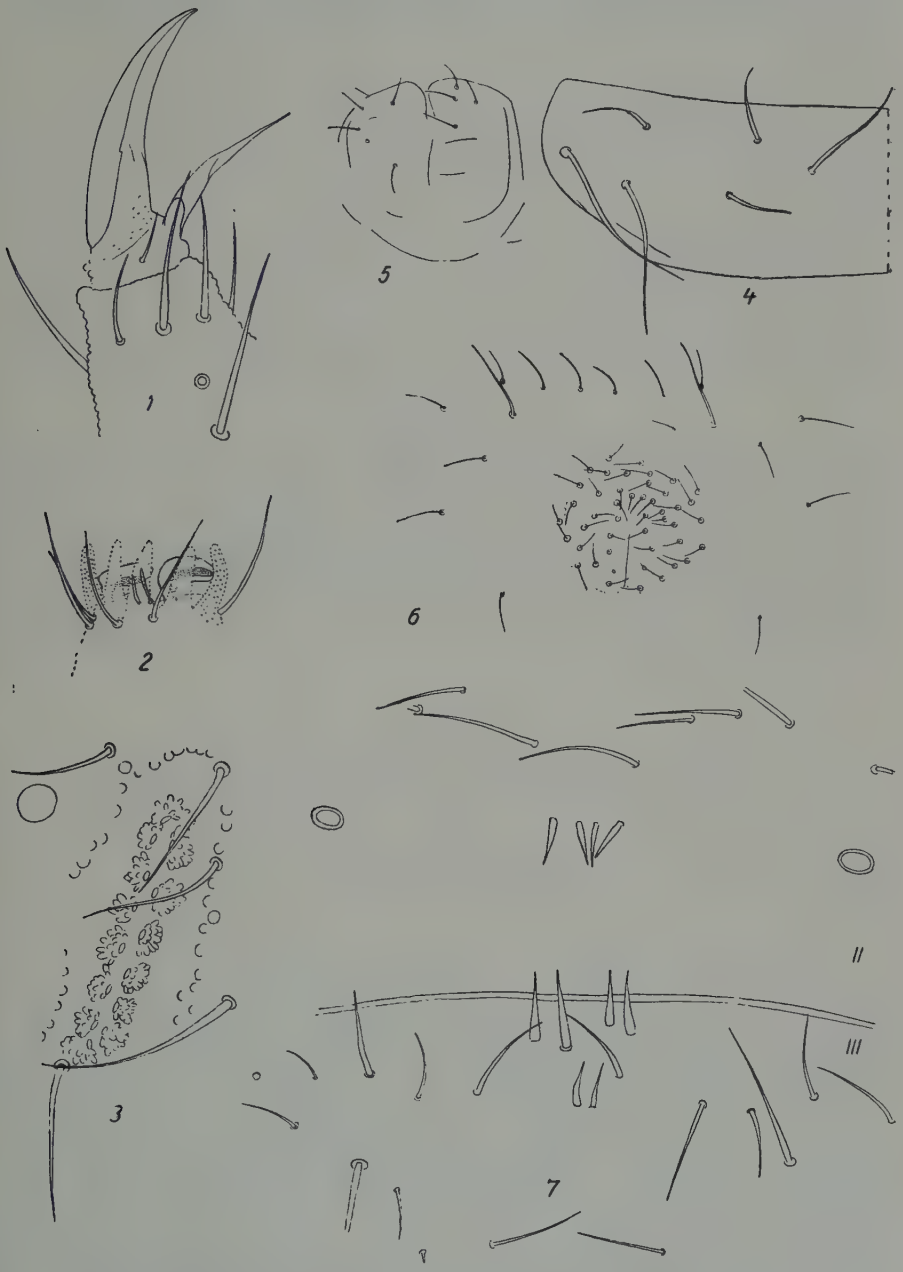
Beschreibung

Kopf: Antennen = 134 : 120. Das Längenverhältnis der einzelnen Antennenglieder I : II : III : IV ist wie 20 : 25 : 24 : 50. Das Antennalorgan III mit 5 Papillen, 2 geneigten glatten Sinneskolben und zwischen diesen 2 kleinen Sinnesstäbchen. Postantennalorgan mit 14 Primärhöckern.



Tafel I. *Folsomia strenzkei* n. sp. — Expl. aus dem Bystrá-Tal, 13. 8. 1961.
1. Postantennalorgan und 2 Ommen (100×10); 2. Antennalorgan III (100×10); 3. Antennalorgan I (100×10); 4. Klaue III (100×10); 5. Ventraltubus (100×6); 6. Manubrium, Dens und Mucro (100×10); 7. Manubrium von der Seite gesehen (100×10); 8. Tenaculum (100×10); 9. das letzte Abdominalsegment seitlich gesehen (100 ×6); 10 u. 11. Sensillae laterales (100×10).[1]

[1] Die eingeklammerten Zahlenangaben beziehen sich auf die bei der jeweiligen Zeichnung verwendete Objektiv- und Okularvergrößerung.



Tafel II. *Onychiurus* (*Onychiurus*) *kratochvíli* n. sp. ♂. — Expl. aus einer Eishöhle im Demänová-Tal, 15. 8. 1961.

1. Klaue III (100×10); 2. Antennalorgan III (100×10); 3. Postantennalorgan (100×10); 4. Prothorax (100×6); 5. Ventraltubus (60×6); 6. männliche Geschlechtsöffnung (100×10); 7. Ventralorgan (100×10).[2]

Klaue innen unbezahnt, mit kleinen Seitenzähnen, der Empodialanhang erreicht 3/4 der Länge der Klaueninnenkante. Prothorax mit 6 langen und 6 kürzeren Borsten.

Pseudocellen (die Formel gilt für die Körperhälfte): dorsal 3, 2/0, 3, 3/3, 3, 3, 4, 4, ventral 1/1, 1, 1/2, 2, 2, 0, 0 und Präcoxen mit 1—2. Ventraltubus an der Basis mit 12 Borsten. Männliches Bauchorgan wie in Abbildung 7, Tafel 2, dargestellt; Borsten des männlichen Bauchorgans spitz. Furca und Analdornen fehlend.

Die Tiere erreichen eine Länge (ohne Antenne) von 2 mm, sind weiß, Hautkörnung ziemlich groß.

Vorkommen: Niedere Tatra, Demänovská-Tal, Eishöhle, in der Tiefe von 60 m (15. 8. 1961 leg. Autor).

Holotypus ♂ und Allotypus ♀ (in Liquide de Swan) in meiner Sammlung.

Schrifttum

Gisin, H.: Collembolenfauna Europas. Genève 1960.

Kseneman, M.: Diagnosy nových druhů Collembol ze střední Evropy. Diagnosen neuer Collembolenarten aus Mitteleuropa. Sborník Československé Akademie Zemědělské 11 (1936) 101—109.

Stach, J.: The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family Isotomidae. Acta Monographica Musei Hist. Naturalis Kraków (1947) 1—488. LIII Tafeln.

— Ibidem. Family Onychiuridae. Polish Academy of Sciences, Zoological Institute Kraków (1954) 1—219, XXII Plates.

Dachmoose als Lebensstätten für Tardigraden

Von

Franz Mihelčič[1]

(Eingegangen am 13. September 1962)

In der fachwissenschaftlichen, wie in der volkstümlichen Literatur werden unter anderen Lebensstätten für Tardigraden auch Dachmoose als solche genannt. So hat schon Marcus (1929) über Dächer und ihre Moose, die mit Tardigraden besetzt gefunden wurden, berichtet. Strenzke (1949) hat insbesondere Strohdächer in Norddeutschland als Lebensstätten für Tardigraden festgestellt, und Mihelčič (1952, 1953) hat sich mit ihnen als solchen befaßt. Jedoch wurden bisher die Dachmoose in der Fachliteratur nirgends als Lebensstätten für Tardigraden s p e z i e l l behandelt. Man begnügte sich mit der Feststellung der in ihnen lebenden Tardigraden, ohne über die Eigentümlichkeiten der Tardigradenpopulationen und ihre Ursachen nachzuforschen. Vorliegende Arbeit ist ein Versuch, die Dachmoose bzw. ihre Tardigradenpopulationen von dieser Seite zu beleuchten.

[1] Dr. Franz Mihelčič, St. Johann im Walde, Post Lienz, Osttirol, Österreich.

Was hier über die Tardigradenpopulationen gesagt wird, wird der Ansicht des Verfassers gemäß auch für die der Rotatorien und Nematoden gelten.

1. Vorbemerkungen

Landtardigraden, denn nur um diese handelt es sich hier, bewohnen verschiedene Lebensstätten; teils solche auf der Oberfläche des Bodens, wie z. B. Moose, Flechten, Phanerogamenpolster, Grasrasen, Streu, teils leben sie im Boden, d. h. im Inneren des Bodens, vor allem in seinen obersten Schichten (wenn wir sie gelegentlich auch in tieferen Bodenschichten finden können).

Auf der Bodenoberfläche werden mit Tardigraden besetzte Moose auf dem Boden, auf Bäumen, Felsen, Mauern und Dächern gefunden. Alle diese Tardigraden bevorzugen trockene bzw. austrocknende Lebensstätten; einige von ihnen kommen auch in feuchten bzw. nassen Böden vor. Uns interessieren hier nur jene Tardigraden, die in Dachmoosen leben.

Aber auch hier wollen wir unterscheiden. Dachmoose beobachten wir auf mit Dachziegeln, Pappe, Schindeln und Stroh gedeckten Dächern. Weil nach meinen Erfahrungen die Tardigradenpopulationen der Ziegeldächermoose ihrer Zusammensetzung nach denen der Felsen sehr nahe stehen und an ihren Tardigraden keine besonderen Erscheinungen beobachtet wurden, wollen wir uns hier mit ihnen nicht weiter befassen. Wir beschränken uns hier nur auf Schindel- bzw. Strohdächer und die auf ihnen wachsenden Moose als Lebensstätten für Tardigraden.[2]

2. Dachmoose und ihre Tardigraden

Wir wollen uns zuerst fragen, woher die Proben, die für diese Arbeit notwendig waren, stammen; dann aber auch, welche sind die charakteristischen Besonderheiten der Dachmoose. Weil, wie bekannt, zwischen den Tardigradenpopulationen der Schindeldächermoose und denen der Strohdächer kein besonderer Unterschied besteht, werden beide Dächerarten zusammengefaßt und nur als Strohdächer behandelt.

2.1. Woher stammen die Proben

Die mir zur Grundlage dieser Arbeit dienenden Proben wurden zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten gesammelt. Einige, vor allem jene, die sich auf Strohdächer beziehen, stammen noch aus der Zeit vor dem letzten Weltkrieg, und zwar aus Slowenien (nördliches Jugoslawien). Andere, vor allem jene von Schindeldächern, wurden in Kärnten und Osttirol gesammelt. Heute werden solche Dächer immer seltener, und so verschwindet auch eine für Tardigraden interessante Lebensstätte.

Zur Untersuchung wurden Moose sowohl von den den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzten, wie von den im Schatten sich befindenden Dächern entnommen. Die Moose wur-

[2] In Moosen der mit Dachpappe gedeckten Dächer konnte ich keine Besonderheiten bemerken; ihre Tardigradenpopulationen glichen denen der Ziegeldächer. Es ist mir aber aufgefallen, daß einige sonst glashelle Macrobiotiden, wie *Macrobiotus intermedius, Hypsibius (Iso-) prosostomus* und *Hypsibius (Hypsibius) convergens,* von Rotatorien z. B. *Adineta vaga* und einige andere noch rosarote bis rötlich-violette Färbung hatten.

den entnommen, wo der Wind freien Zutritt zum Dache hatte, also von freistehenden Häusern. Die Proben wurden im Wasser ausgeschwemmt und der Satz mit der Pipette unter das Mikroskop gebracht und untersucht. Tardigraden wurden einzeln gezählt.

Es wurde versucht, so weit wie möglich gleich große Proben zu entnehmen. Ihre Größe betrug 25—30 cm^2.

Um die beobachteten Besonderheiten sowohl in der Zusammensetzung der Populationen wie in den Lebenserscheinungen besser zu unterstreichen, wurden auch Proben von Felsmoosen und Baummoosen nach Tardigraden untersucht und diese zum Vergleich herangezogen.

2.2. Charakteristica der Dachmoose

Dem Auge nach dürften sich die Dachmoose als Lebensstätten für Tardigrad von denen der Felsen bzw. der Bäume nicht unterscheiden. Auch STRENZKE (1943), der sich mehr auf höhere Tiere, wie Oribatiden, Collembolen, Tausendfüßer u. a. m., beschränkt, vertrat diese Ansicht. Es stimmt jedoch nicht im ganzen. Bevor wir uns aber damit befassen, wollen wir uns mit den in dieser Lebensstätte wirkenden Faktoren bekannt machen.

Allen diesen Lebensstätten für Tardigraden, d. h. den Felsen-, Baum- und Dachmoosen, dürfte die von Zeit zu Zeit auftretende extreme Trockenheit gemeinsam sein. Auf diesen Faktor hat STRENZKE in seiner oben zitierten Arbeit hingewiesen. Indem sich diese extreme Trockenheit auf manche Tiergruppen (wie STRENZKE sagt) negativ auswirkt, können wir das für Tardigraden nicht behaupten (ebenso nicht für Rotatorien). Für Tardigraden ist die von Zeit zu Zeit auftretende vollkommene Austrocknung sogar erwünscht.

Die Dachmoose unterscheiden sich von den übrigen oben angeführten Lebensstätten für Tardigraden auch durch mehrere Faktoren; so ist die Art des Substrates (der Grundlage), auf der die Moose wachsen (Holz bzw. Stroh), ein wichtiger Faktor, von dem sich manche andere ableiten. Beide, sowohl das Holz wie das Stroh, sind totes Material, das sich verhältnismäßig rasch verändert (sich zersetzt und verrottet). Bei den übrigen Tardigradenlebensstätten ist das nicht der Fall, sogar bei Baummoosen nicht, denn hier wird die Grundlage nicht zersetzt. Dazu ist noch zu bedenken, daß bei Dachmoosen in die Entwicklung der Lebensstätte der Mensch eingreift, indem er sie einerseits erschafft, sie entfernt oder wenigstens durch Ausbessern und Erneuern des Daches in ihrer Entwicklung unterbricht.

Wenn wir nun die Veränderungen des Substrates betrachten, so sehen wir, daß sich mit der Zeit die Grundlage (Holz und Stroh) und die Lebensstätte selbst (das Moos) ändern. Einerseits kommt es mit dem Altern des Holzes und des Strohs zum Zersetzen und Verrotten des Materials; die Moose aber vertorfen mit der Zeit. Das überschüssige Wasser, sei es vom Regen oder Schnee, wird von den Moosen aufgesaugt; wegen der Lage des Daches (schräg) rinnt das Wasser nur langsam ab oder überhaupt nicht. Es kommt unter dem Einfluß der Sonnenstrahlen (auch hier spielt die schräge Lage eine Rolle) und der Sonnenwärme zum „Faulen" des Wassers. Diese stauende Nässe verhindert ausreichenden Luftzutritt und den Austausch der Gase überhaupt. Es kommt zu einer langsamen Anreicherung des Kohlenstoffes.

Wegen der sich immer weiteren Zersetzung und Verrottung der Grundlage (eine selbsttätige Erneuerung gibt es nicht) bereichert sich das Moos mit sich zersetzenden organischen Abfällen, die manchen Tiergruppen zur Nahrung dienen. In diesem Sinne spricht STRENZKE (1949) von langsamer Besserung der Lebensstätte für das Dachmoose bewohnende Tier. Auch hier gilt das oben Gesagte: für Tardigraden verschlechtern sich dadurch die Lebensbedingungen ständig, sie sind irreversibel.

Soweit meine Beobachtungen reichen, laufen diese Prozesse und somit die Verschlechterung der Lebensbedingungen in Strohdächern rascher als in Schindeldächern, besonders, wenn diese aus Lärchenholz gemacht wurden.

2.3. Tardigradenpopulationen der Dachmoose

Die Tardigradenpopulationen der Dachmoose stimmen bald nach der Besiedlung derselben durch Tardigraden in ihrer qualitativen und quantitativen Eigenart ihrer Zusammensetzung mit denen anderer Lebensstätten, vor allem der Baum- und Felsenmoose, überein. Das gilt, solange sich keine Zersetzungs- bzw. Vertorfungserscheinungen sowohl im Holz wie in den Schindeln, aber auch im Moos bemerkbar machen. Wir sehen von geringen Abweichungen, die sonst auch unter gleichen Lebensstätten zu verzeichnen sind, ab. Auf einige wird später aufmerksam gemacht werden. Wichtig dabei ist, daß wir in ihnen neben den Vertretern der Familie Macrobiotidae auch jene der Familie Scutechiniscidae finden. Und gerade die Anwesenheit dieser und einiger für optimale Lebensbedingungen charakteristischen Arten aus der Familie der Macrobiotidae, wie *Macrobiotus intermedius, Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus, Hypsibius (Diphascon) scoticus,* ist wichtig. Folgende Tabelle gibt uns eine Übersicht jener Tardigraden, die in den Anfangsstadien verschiedener Dachmoose festgestellt wurden.

Scuteiniscidae	Macrobiotidae
Echiniscus (Bryodephax) parvluus	*Macrobiotus richtersi*
Echiniscus (Echiniscus) merokensis	*Macrobiotus intermedius*
Echiniscus (Echiniscus) quadrispinosus	*Macrobiotus hufelandi*
Echiniscus (Echiniscus) scrofa	*Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus*[3]
Echiniscus (Echiniscus) granulatus	*Hypsibius (Hypsibius) convergens*
Echiniscus (Echiniscus) blumi[4]	*Hypsibius (H.) oberhäuseri*
Pseudechiniscus suillus	*Hypsibius (Diphascon) scoticus*
	Milnesium tardigradum

[3] *Hypsibius (Isohypsibius) franzi,* eine Art, die ich in meinen früheren Arbeiten für Dachmoose führe, dürfte in diesem Falle eine durch ungünstige Lebensbedingungen in Dachmoosen entstandene Form der Art *Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus* sein. Deshalb führe ich sie hier nicht.

[4] *Echiniscus (Echiniscus) trisetosus,* eine Art, die ich ebenso in meinen älteren Arbeiten als Bewohner der Dachmoose geführt habe, dürfte ein *Echiniscus (Echiniscus) blumi* sein, der unter dem Einfluß von ungünstigen Lebensbedingungen in Dachmoosen nicht zur letzten Häutung, bei der zur Ausbildung der Anhänge bei B lat. kommt, gelangt ist.

Bis zu diesem Zeitpunkt sind auch keine besonderen Unterschiede in den Lebenserscheinungen der Tardigraden aufgetreten.

Die Sache ändert sich aber mit dem Auftreten dieser Veränderungen in der Lebensstätte (Holz, Stroh, Moos). Sobald sie sich bemerkbar machen, werden auch die Lebensbedingungen für Tardigraden ungünstiger. Ihre Wirkungen auf sie sind mehrfacher Art. Vor allem bleiben einige sauerstoffbedürftigere Arten, wie *Echiniscus (Bryodelphax) parvulus, Echiniscus (Echiniscus) merokensis, Echiniscus (Echiniscus) quadrispinosus, Echiniscus (Echiniscus) scrofa, Macrobiotus intermedius, Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus, Hypsibius (Hypsibius) convergens, Hypsibius (Diphascon) scoticus,* aus. Somit bleiben in der Zeit des Zerfalls des Substrates folgende Arten als ständige Glieder der Tardigradenpopulation übrig:

Scutechiniscidae	Macrobiotidae
Echniiscus (Echiniscus) granulatus[5])	*Macrobiotus hufelandi*
Echiniscus (Echiniscus) blumi	*Hypsibius (Hypsibius) oberhäuseri*
Pseudechiniscus suillus[5])	*Milnesium tardigradum*

3. Tardigradenpopulationen aus anderen Lebensstätten

Um ein besseres Bild von Tardigradenpopulationen der Dachmoose zu bekommen, sollen hier Tardigraden von zwei anderen Lebensstätten, und zwar von Felsen- und Baummoosen angeführt werden.

3.1. Tardigraden der Felsenmoose

Nicht alle Tardigradenpopulationen aller Felsenmoose können wir auf den gleichen Nenner bringen; die Art ihrer Zusammensetzung hängt von manchen Faktoren ab, wie die Lage im Standort, von der sowohl der Zutritt dem Winde ermöglicht oder verhindert wird oder die Feuchtigkeit mit der Möglichkeit einer raschen Austrocknung, die Belichtung u. a. m. Wichtig ist die Moosart mit der ganzen Struktur des Mooses. Wir überlassen die weiteren Erforschungen der

Scutechiniscidae	Macrobiotidae
Echiniscus (Bryodelphax) parvulus	*Macrobiotus intermedius*
Echiniscus (Echiniscus) granulatus	*Macrobiotus richtersi*
Echiniscus (Echiniscus) quadrispinosus	*Macrobiotus hufelandi*
Echiniscus (Echiniscus) blumi	*Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus*
Echiniscus (Echiniscus) trisetosus	*Hypsibius (Isohypsibius) sattleri*
Pseudechiniscus suillus	*Hypsibius (Isohypsibius) prosostomus*
	Hypsibius (Hypsibius) convergens
	Hypsibius (Hypsibius) pallidus
	Hypsibius (Diphascon) scoticus
	Milnesium tardigradum

[5] Diese Arten bleiben in ganz schlechten Lebensbedingungen aus.

Eigenart der Felsenmoose als Tardigradenlebensstätte einer eigenen Arbeit. Hier begnügen wir uns mit der Feststellung der in Felsenmoosen in demselben Standort, in dem die Dachmoose geholt wurden, lebenden Tardigraden:

Wenn wir dieses Verzeichnis mit dem vorigen vergleichen, sehen wir, daß die Tardigradenpopulationen der Felsenmoose, was ihre Zusammensetzung anbetrifft, denen der jüngeren Dachmoose fast gleich sind. Es kommen wohl einige Macrobiotiden vor, die in Dachmoosen fehlen, aber solche Unterschiede finden wir oft in gleichartigen Lebensstätten.

Interessanter als das ist die Feststellung, daß in Felsenmoosen die Zusammensetzung nach ihrer Qualität und Quantität durch Jahrzehnte und noch länger unverändert bleibt, die in Dachmoosen sich aber in verhältnismäßig kurzer Zeit in der Richtung zum Pejus (Ausfall mancher Arten, Merkmale von Stoffwechselstörungen u. a. m.) geändert hat.

3.2. Tardigraden der Baummoose

Auch hier gilt das oben Gesagte: die Art der Tardigradenpopulationen wird durch die Lage im Standort stark beeinflußt. Die Proben stammen, wie schon oben gesagt, aus demselben Standort wie die Felsen- bzw. Dachmoose. Näheres über die Baummoose als Lebensstätte der Tardigraden wird in einer speziellen Arbeit berichtet.

Erklärungen zur Tabelle 1: Tardigradenpopulationen der Felsen-, Baum- und Dachmoose. Die in der Tabelle angeführten Proben sind durch Nummern über den Kolonnen gekennzeichnet. Dabei handelt es sich nicht um Einzelproben, sondern um Sammelproben. Es wurden nämlich in demselben Standort oder, wenn das nicht möglich war, in einem benachbarten Standort mehrere Einzelproben von derselben Lebensstätte z. B. Fels, Mauer, Baum, Dachmoos entnommen und in einer Sammelprobe zusammengefaßt. So kommt es, daß in einer solchen Sammelprobe mehr Arten vorkommen als in einer Einzelprobe. Es ist für das sporadische Vorkommen der Tardigraden kennzeichnend, daß manche Arten zerstreut vorkommen.

Die Nummern über den Kolonnen bedeuten also: Felsen (Mauern, Steine): 1. Tristach, 2. Nußdorf, 3. Slowenien (Unterkrain), 4. St. Johann im Walde. — Bäume: 1. Tristach, 2. Nußdorf, 3. Slowenien (um Laibach), 4. St. Johann im Walde, 5. Göltschach (Maria Rain). — Dächer: 1. Tristach, 2. Nußdorf, 3. Slowenien (Unterkrain), 4. St. Johann im Walde, 5. Göltschach, 6. Slowenien (Umgebung von Laibach), 7. Slowenien (Oberkrain).

In den Felsenmoosen wie in Baummoosen wurden gelegentlich noch andere Tardigraden-Arten beobachtet, so z. B. *Echiniscus* (*Echiniscus*) *tardus*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *verrucosus*, *Hypsibius* (*Diphascon*) *recamieri*, *Hypsibius* (*Diphascon*) *mariae*, und *Hypsibius* (*Diphascon bullatus*. Diese habe ich aber hier nicht in Betracht gezogen, weil sie in anderen Standorten festgestellt wurden.

In diesen Moosen wurden folgende Tardigraden festgestellt:

Scutechiniscidae	Macrobiotidae
Echiniscus (Bryodelphax) parvulus	*Macrobiotus intermedius*
Echiniscus (Echiniscus) spinulosus	*Macrobiotus richtersi*
Echiniscus (Echiniscus) quadrispinosus	*Macrobiotus hufe andi*
Echiniscus (Echiniscus) scrofa	*Macrobiotus occidentalis*
Echiniscus (Echiniscus) blumi	*Hypsibius (Jsoh psibius) tuberculatus*
Echiniscus (Echiniscus) trisetosus	*Hypsibius (Jsohypsibius) prosostomus*
Pseudechiniscus suillus	*Hypsibius (Hypsibius) pallidus*
	Hypsibius (Hypsibius) pallidus
	H psibius (Hypsibius) convergens
	Hypsibius (Hypsibius) oberhäuseri
	Milnesium tardigradum

Folgende Vergleichstabelle (Tabelle 1) vermittelt uns eine bessere Einsicht in die Tardigradenpopulationen der drei Lebensstätten: Felsen-, Baum- und Dachmoose. Sie gibt uns die Frequenz und die Abundanz einzelner Arten an. Wir wollen darüber in folgenden Zeilen sprechen.

4. Beobachtungen, Vermutungen, Folgerungen

In den älteren Dachmoosen kommen zahlreiche tote Tardigraden vor. Ich habe sie in der Tabelle mit den lebenden zusammengezählt. Cysten wurden aber in dieser Arbeit nicht beachtet. Über die Cystenbildung bei Tardigraden in Dachmoosen wird in einer speziellen Arbeit berichtet.

Was wir aus der Tabelle auf den ersten Blick erkennen ist, daß sich in Felsenmoosen, aber auch noch in Baummoosen einzelne Arten das Gleichgewicht halten. Keine Art überwiegt auffallend über die andere durch ihre Individuumzahl. Anders ist das in Dachmoosen, nicht in ihrem Anfangsstadium, sondern in späteren Stadien der Zersetzung. Hier ändert sich auch die Qualität der Tardigradenpopulationen und nicht nur die Quantität. Es ist anders als in Felsen- bzw. Baummoosen.

4.1. Das Woher der Tardigraden in Dachmoosen

Die Felsenmoose dürften m. E. die von der Natur gegebenen Quellen der Tardigraden der Baum- und Dachmoose sein. Ein Vergleich der Tardigradenpopulationen der Dachmoose mit jenen der Felsenmoose und der Bäume, zum Vergleich immer aus demselben Standort genommen, läßt uns die Verwandtschaft unter ihnen leicht erkennen. Meines Erachtens dürften wir mit Recht schließen, daß die Tardigraden in Dachmoosen von denen in Felsen- bzw. Baummoosen stammen. Diesen Gedanken spricht auch STRENZKE (1949) zwar nicht speziell für Populationen der Tardigraden, sondern für alle in Dachmoosen lebenden Tiere aus.

Tabelle 1. Tardigradenpopulationen der Felsen-, Baum- und Dachmoose

Name der Art	Moose der Felsen				Bäume					Schindel- und Strohdächer							Frequenz
	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	— —
Echiniscus (B.) parvulus	18	—	12	16	—	22	19	—	22	8	9	7	—	—	—	—	3,3,3
Echiniscus (E.) granulatus	10	17	—	9	—	—	8	12	—	—	—	9	—	—	—	—	3,1,2
Echiniscus (E.) blumi	—	12	18	—	24	—	—	10	18	39	23	58	80	96	107	32	2,3,7
Echiniscus (E.) trisetosus[6]	7	—	15	—	—	5	8	—	7	—	—	—	—	—	—	—	2,1,—
Echiniscus (E.) scrofa	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—,1,—
Echiniscus (E.) merokensis	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—,1,—
Echiniscus (E.) quadrispinosus	—	10	—	—	—	5	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,2,—
Pseudechiniscus suillus	15	18	—	5	23	—	—	7	13	15	9	5	1	—	—	—	3,3,4
Macrobiotus richtersi	17	5	—	—	13	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	2,1,1
Macrobiotus intermedius	—	20	17	—	16	19	12	—	—	16	8	—	—	2	—	—	2,3,3
Macrobiotus hufelandi	20	22	32	17	28	23	17	—	22	47	53	83	67	72	93	33	4,4,7
Hypsibius (Iso-) tubercu$_5$atus	—	14	—	—	—	10	—	9	—	3	—	4	—	—	—	—	1,2,2
Hypsibius (Iso) prosostomus	13	—	12	23	15	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,2,—
Hypsibius (H) convergens	9	—	15	13	—	16	—	25	18	—	—	—	1	—	—	—	3,3,2
Hypsibius (H.) pallidus	—	—	14	6	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	2,1,—
Hypsibius (H.) oberhäuseri	—	—	—	8	—	—	15	—	—	14	38	53	38	46	75	25	1,1,7
Hypsibius (D.) scoticus	—	—	—	7	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,1,—
Milnesium tardigradum	—	—	—	3	—	8	12	—	—	13	15	12	8	—	5	3	1,2,6
Zahl der Arten	8	8	8	10	7	11	8	6	6	8	8	8	6	4	5	4	

[6] Die in meinen früheren Arbeiten für Stroh- und Schindeldachmoosen gemeldete Art *Echiniscus (Echiniscus) trisetosus* ist eigentlich *Echiniscus (Echiniscus) blumi*. Die entsprechende Begründung wird im Text gegeben.

4.2. Beobachtungen an Tardigraden

Aus dem Vergleich der drei Lebensstätten erkennen wir zuerst einen Ausfall von manchen Arten in Dachmoosen. Es fallen jene Arten aus, die durch ein größeres Sauerstoffbedürfnis bekannt sind. Das bedeutet, daß in Dachmoosen ein größerer Sauerstoffmangel entstanden ist.

Die zweite Beobachtung weist auf die Veränderungen hin, die wegen Sauerstoffmangel auf den sonst eurytopen, also nicht so sauerstoffbedürftigen Arten auftreten. Hierher gehören:

die Verfärbung der sonst hyalinen oder fast glashellen Tierchen. Dies ist eine Folge des gestörten Stoffwechsels;

die unvollständige oder (bei Scutechinisciden) ausfallende Defäkation. Wir finden tote Tiere mit durch Fäzes gefüllten Darm;

die verlangsamte Bewegung nicht nur alter, sondern schon junger Tardigraden;

die unvollkommene Häutung und die damit verbundene unvollkommene Ausbildung von Körperanhängen (z. B. bei Scutechinisciden, wie beim *Echiniscus* (*Echiniscus*) *blumi*, wodurch Formen, die *Echiniscus* (*Echiniscus*) *canadensis*, *Echiniscus* (*Echiniscus*) *trisetosus* u. a. ähneln, entstehen).

Wir beobachten auch „übernormale Größe" bei manchen Tardigraden, z. B. bei *Echiniscus* (*Echiniscus*) *blumi*, *Macrobiotus hufelandi*, *Hypsibius* (*Hypsibius*) *oberhäuseri*. Es kommen *Macrobiotus hufelandi* mit 1200 bis 1400 μm vor. Zugleich beobachten wir ein zu frühes Altern der Tiere, d. h., verhältnismäßig junge Tardigraden zeigen schon Alterserscheinungen, wie Verfärbung des Körpers, unvollständige Defäkation, verlangsamte Bewegung, unvollkommene Ausstreckung der Extremitäten usw. Und nicht zuletzt massenhaftes Sterben, dem meistens das Stadium der Asphyxie vorangeht. Asphyktische Tardigraden werden in Moosen von älteren Dachmoosen, vor allem von Strohdächern, oft und zahlreich gesehen.

Nicht zu vergessen ist die Bildung von Cysten auch bei jenen Arten, die bisher als cystenbildend nicht bekannt waren, wie *Macrobiotus hufelandi*, *Hypsibius* (*Hypsibius*) *oberhäuseri* und sogar *Echiniscus* (*Echiniscus*) *blumi*.

Als Folge unvollkommener Häutung können wir auch unvollkommene und gehinderte Ausbildung von Mundwerkzeugen und Krallen betrachten, die wir in Dachmoosen nicht selten beobachten können. Besonders kommt das in Moosen von alten Dächern vor.

4.3. Folgerungen

Meines Erachtens dürften die angeführten Erscheinungen an Tardigraden in älteren Dachmoosen eine Folge ungünstiger Lebensbedingungen in dieser Lebensstätte sein. Solche Erscheinungen und in solchem Ausmaße habe ich bisher nur und ständig in älteren Dachmoosen auf alten Schindel- und Strohdächern beobachtet und das bald nach dem Eintreten der oben behandelten Veränderungen in der Unterlage der Moose und im Moose selbst.

Schrifttum

Baumann, H.: Lebenslauf von *Hypsibius* (*H.*) *convergens* Urbanowicz (Tardigrada). Zool. Anz. **167** (1961) 362—382.
Mihelčič, F.: Contribucion al estudio de la Ecologia de los Tardigrados que habitan suelos de Humus (I/II). An. Edaf. Fisiol. Veget. **11** (1952) 407—446.
— Contribucion al conocimiento de los Tardigrados con especial consideracion de los Tardigrados de Osttirol. An. Edaf. Fisiol. Veget. **12** (1953) 243—479.
— Krankheits- und Degenerationserscheinungen bei Tardigraden. Zool. Anz. **154** (1955) 309—312.
Ramazzotti, G.: Tardigradi in terreni prativi. Atti, Soc. Ital. Sci. Nat. **97** (1959) 199—210.
Strenzke, K.: Das Moos auf dem Strohdach als Lebensstätte für Tiere. Heimat **56** (1949) 206—210.
Weglarska, B.: On the Encystacion in Tardigrada I. Zool. Pol. 8 (1957) 315—324.

Bekanntmachung

Aus der Askenasy-Stiftung ist auf 5. Mai 1963 ein Stipendium in Höhe von DM 360,— zu vergeben, als Unterstützung für eine wissenschaftliche Studienreise, insbesondere für Studien an einer der biologischen Stationen, an einen weniger bemittelten Dozenten der Zoologie der Universität Heidelberg, der nicht etatmäßiger Staatsbeamter ist, oder an einen älteren, weniger bemittelten Studierenden (Studenten oder Studentin) oder Dr. phil. nat. der Zoologie der Universität Heidelberg, der seine Befähigung zu wissenschaftlicher Arbeit durch eine gute Veröffentlichung erwiesen hat.

Bewerbungen sind bis spätestens 20. April 1963 beim Rektorat der Universität Heidelberg einzureichen.

Am 14. November 1962 verstarb

Professor Dr. Reinhard Dohrn.

Professor Dohrn ist durch bedeutende zoologische Forschungen bekannt geworden; durch seine Tätigkeit in der Zoologischen Station Neapel wurde er zum väterlichen Betreuer vieler Zoologen-Generationen.

Am 20. November 1962 verstarb im 81. Lebensjahr

Professor Dr. Albrecht Hase.

Professor Hase ist auf verschiedenen Gebieten theoretischer und angewandter Zoologie führend hervorgetreten; er hat sich auch um die deutsche Zoologie durch seinen Einsatz in der Deutschen Zoologischen Gesellschaft besonders verdient gemacht.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter Nr. 1342 des Presseamtes beim Vorsitzenden des Ministerrates der Deutschen Demokratischen Republik

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 251/62

Zoologischer Anzeiger

Band 170 **Februar 1963** **Heft 3-4**

(Aus dem Zoologischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität zu Mainz)

Zur Sexualbiologie der *Theridion sisyphium*-Gruppe (Arach., Aran., Theridiidae)

Von

RUDOLF BRAUN[1]

(Eingegangen am 29. September 1962)

1. Einleitung

Insbesondere ULRICH GERHARDT hat die Sexualbiologie einiger *Theridion*-Arten (Zusammenfassung 1924) und ebenso die einer Anzahl weiterer Theridiiden (1921—33) geklärt. Die Sexualbiologie der beiden einheimischen Arten der *Theridion sisyphium*-Gruppe [= 5. Gruppe (*notatum*) im S. WIEHLES 1937] ist bisher nicht näher untersucht worden. — LOCKET hat 1926 lediglich den Kopulationsmodus von *Theridion sisyphium* (Clerck 1757) kurz mitgeteilt, ohne Einzelheiten, ohne besonders das Werbeverhalten der Art zu beschreiben; die Sexualbiologie des anderen Gruppenvertreters, *Theridion impressum* L. Koch 1881, war völlig unbekannt. — Die beiden Arten, die erst L. KOCH 1881 voneinander trennte, sind strenggenommen nur genitalmorphologisch differenzierbar. Alles spricht dafür, daß sie nahe miteinander verwandt sind. In der einheimischen Fauna gibt es keine weiteren Vertreter der *Theridion-sisyphium*-Gruppe[2], aus der nordamerikanischen Fauna gehört zu ihr *T. lyricum* Walckenaer 1841.

Es sollte geprüft werden, ob und eventuell wie die beiden nah verwandten Arten sich in ihrem Sexualverhalten unterscheiden, ob sie ferner gruppentypische Gemeinsamkeiten darin zeigen, schließlich, wenn dies der Fall sein sollte, ob und eventuell wie die *sisyphium*-Gruppe der Gattung *Theridion* Walckenaer 1805 von anderen Gruppen der Gattung (bzw. auch von anderen Theridiiden-Gattungen) sich in ihrem Sexualverhalten abhebt, bzw. durch dieses zu jenen Beziehungen hat.

Reife Tiere der Art *T. impressum* sammelte ich Ende Mai, Anfang Juni. Dies ist auffällig, da WIEHLE (1937, S. 153) die Reifezeit dieser Art für Juli ansetzt und die Art eben durch jene von der Nachbarart *T. sisyphium* (= *notatum*) mit differenziert. Ich fand

[1] Priv.-Doz. Dr. Rudolf Braun, Zoologisches Institut, Mainz, Saarstr. 21.

[2] Der männliche Taster von *Theridion ohlerti* Thorell 1870 [eine Art, die WIEHLE 1937 sub. *T. umbraticum* L. Koch 1872 zur 7. Gruppe (*lunatum*) stellt] spricht dafür, daß diese holarktische (?) Art vielleicht ebenfalls zur *T.-sisyphium*-Gruppe zu rechnen ist (vgl. LEVI 1957).

die Flugnetze von *T. impressum* auf trockenen Stauden von *Artemisia und Oenothera* auf dem Sandgelände des Mombacher Sandes bei Mainz. — Reife und subadulte Tiere von *T. sisyphium* (eine Art, die im hiesigen Gebiet bisher nur selten gefunden wurde) verdanke ich Herrn cand. rer. nat. KONRAD THALER (Innsbruck), der sie Mitte Mai in einer sumpfig-nassen Wiese des Lanser Moores von freistehenden, vereinzelten Fichten und Kiefern klopfte.

2. Das Sexualverhalten von *Theridion impressum* L. Koch 1881

a) Zusammenfassung

1. Zur ersten Kopulation kommt es ohne eigentliche, typische Werbebewegungen des ♂, lediglich auf das von MONTGOMERY (1903) entdeckte „Lockschlagen" des ♀ mit den Vorderbeinen hin (das für alle untersuchten Theridiiden-♀ charakteristisch zu sein scheint!).
2. Der zweiten Kopulation geht ein nur wenig differenziertes Werbeverhalten des ♂ (Schlagen mit den Vorderbeinen, „Zappeln", Schlagen mit dem 2. Beinpaar auf Netzfäden) voraus, zu dem aber auch eine Vorstufe des (für die Asageneae unter den Theridiiden charakteristischen) „Hochzeitsnetz"-Spinnens gehört.
3. Vor der ersten Insertion und zwischen den beiden Tasterinsertionen der 2. Kopulation zeigen die Geschlechtspartner ein „Kampf"-Verhalten.
4. Die Kopulationsserie besteht maximal nur aus 2 Kopulationen mit je einem einmaligen Tasterwechsel.
5. Die Kopulationsstellung ist theridiiden-typisch und einförmig.
6. Die Insertionsdauer ist kurz (wenige Sekunden), bei der zweiten Kopulation kürzer als bei der ersten.
7. Ein Spermanetz wird nur einmal, längere Zeit (bis über 1 Std.) nach der ersten und unmittelbar vor der zweiten Copula gebaut.

b) Auszug aus einem Protokoll (Werbebewegungen des ♂ gesperrt!)

Uhrzeit

12.15 Zusammensetzen der Partner.

12.16 ♂ zeigt leichte Tasterbewegungen. ♀ sehr schwaches Abdomenschwenken.

12.19 ♀ schlägt mit den Vorderbeinen, ♂ bringt sich sofort, lebhaft zappelnd, in Kopulationsstellung (etwa 100° schräg von oben), Kopf gegen das Abdomen des ♀ gerichtet und zeigt Taster„boxen". ♂ wendet sich wieder ab, dreht sich, zappelnd, um sich selbst und nimmt erneut die Kopulationsposition ein. Diesmal hebt das ♀ den Tastern des ♂ sein Abdomen entgegen und um

12.22 faßt der rechte Taster des ♂ für knapp 4 s. Darauf macht der linke Taster mehrere Insertionsversuche und faßt nach einer Pause von etwa 3 s für etwa 8 s. Die Haematodocha ist kaum so groß wie die halbe Taster-(=Cymbium-)Breite, glasig-chitinig-rosenfarben, streifengefältelt; sie schwillt nur je einmal an, steht still und kollabiert langsam. — Nach der Extraktion verharren beide Tiere etwa 40 s völlig ruhig. Dann „flieht"

Uhrzeit

das ♂ und geht auf dem ♀-Nest spinnend umher, steht still, zittert mit dem linken Vorderbein, geht weiter, steht wieder still.

12.28 ♂ bewegt sich erneut, ♀ „wirbt" mit den Vorderbeinen schlagend, ♂ geht umher, kaut Taster und Vordertarsen und klopft anhaltend mit den Tastern auf einen Faden.[3]

12.36 ♂ beginnt mit dem Bau des Spermanetzes. Dieses ist ein spitzwinkliges Doppel-Dreieck mit dem schwachen Steg in der Mitte und ist in die Vertikale gekippt. Das ♂ spannt den Steg nicht (!) mit dem 3. Beinpaar. Nach wenigen, sehr flüchtig erscheinenden Abdomenschlägen tritt der sehr kleine, kugelrunde, milchige und zähflüssige Samentropfen aus und bleibt auf der Oberseite des Steges liegen, den das ♂ mit seinen Tastern umgreift, um so den Samen direkt aufzunehmen. In 8maligem Wechsel werden die Taster an den Spermatropfen geführt; der linke liegt nur zweimal, der rechte volle achtmal an. Der Spermatropfen ist sodann restlos aufgesaugt.

12.38 ♂ verläßt das Spermanetz und spinnt umher. Dann verharrt es ruhig.

12.40 schlägt das ♂ (!) mit den Vorderbeinen, zappelt, nähert sich zappelnd dem ♀, hält an, sein 2. Beinpaar schlägt wiederholt gegen einen Einzelfaden. Dann tritt wieder Ruhe ein. Eine halbe Minute später wiederholt das ♂ das gleiche Verhalten; dann ruht es erneut.

12.42 ♂ wiederholt sein Werbeverhalten (Schlagen mit den Vorderbeinen, Zappeln, Schlagen mit dem 2. Beinpaar) zweimal und geht dann zappelnd und spinnend umher. Darauf schlägt das ♀ „werbend" mit den Vorderbeinen. Das ♂ versucht jetzt eine Tasterinsertion parallel zur Längsachse des ♀, richtet sich dann in die „vorschriftsmäßige" Stellung auf, verläßt aber das ♀ wieder, kommt wieder zurück in die „falsche" Position, parallel zur Längsachse des ♀. Diesmal hängen die Tiere Kopf gegen Kopf, und das ♂ schlägt anhaltend mit seinen Pedipalpen auf die des ♀, dann schieben die Tiere sich Kopf gegen Kopf „gestemmt" vor und zurück. Darauf spinnt das ♂ wieder, kaut seine Palpen und fällt in Ruhe.

12.48 ♂ wiederholt sein Werbeverhalten (Schlagen mit den Vorderbeinen, Zappeln, Schlagen mit dem 2. Beinpaar auf Fäden), das ♀ kommt dem ♂ entgegen, ♂ spinnt darauf wirre Fäden in einer Distanz von nur 0,8 bis 1,0 cm vor dem ♀. Dann ruhen beide Tiere wiederum.

12.53 ♂ spinnt zappelnd und ruht wieder, kaut dann Palpen und Tarsen, geht auf dem Netz spinnend umher und spinnt vor dem ♀ in etwa 2 cm Abstand sehr feine, schlaffe (= lockere) Fäden, zap-

[3] In diesem Verhalten darf wohl eine Antizipation der Samenaufnahme gesehen werden.

Uhrzeit

pelt und klopft (zum erstenmal während des gesamten Verhaltens) deutlich mit dem Abdomen. Jetzt folgt das ♀ vorderbeinschlagend dem ♂.

12.58 Das ♂ wendet sich dem ♀ zu, das mit den Vorderbeinen „lockt". Die Tiere gehen in Kopulationshaltung. Der rechte Taster wird für 2 s inseriert. Die Insertion des linken Tasters wird mehrfach versucht. Dabei gelangen die Tiere (auf dem Netz) wieder in Kopf-gegen-Kopf-Position, schieben sich vor und zurück, pressen die Pedipalpen gegeneinander, das ♀ klopft mit den seinen auf die des ♂, dann auch das ♂ mit den seinen auf die des ♀. Dann schlägt das ♀ mit seinen Pedipalpen trommelnd auf den Kopf des ♂. Jetzt wird wieder die normale (Hänge-)Kopulationsstellung eingenommen, und um

13.02 inseriert das ♂ auch den linken Taster ebenfalls für 2 s. Darauf geht das ♂ ruhig vom ♀ weg. Noch einmal schlägt das ♀ mit den Vorderbeinen, das ♂ spinnt kurz „zum ♀ hin". Um

13.10 ist völlige Ruhe eingetreten, die bis 20.10 (Ende der Beobachtung!) andauert.

c) Ergänzende Beobachtungen

Eine Kopulationsserie bei *T. impressum* kann auch nur aus einer einzigen Copula mit einmaligem Tasterwechsel und nur einer Samenaufnahme bestehen. Ein bereits begattetes ♀ der Art kopuliert mit einem anderen (aber nicht mit demselben) ♂ ein weiteres Mal. In einem Fall wurde beobachtet, daß das ♀ der weitaus aktivere Teil im Kopulationsverhalten war und das anscheinend wenig kopulationswillige ♂ — unablässig vorderbeinschlagend — verfolgte, bis dieses sich wieder zur Kopulation „bereitfand". Das sichtlich übererregte ♀ spann alte, ausgesaugte Beutetiere im Netz wiederholt erneut ein und baute (anscheinend im Übersprungverhalten; vgl. Braun 1959) nahezu sein gesamtes Netz ab und rollte die Netzdecke ein. Es bewarf das „widerstrebende" ♂ auch mit Leim(-fäden?). — Ein Begattungszeichen hat *T. impressum* nicht.

3. Das Sexualverhalten von *Theridion sisyphium* (Clerck 1757)

a) Zusammenfassung

1. Die Werbebewegungen des ♂ vor der ersten Kopulation sind (auch hier) weniger ausgeprägt als vor den folgenden Kopulationen, aber immerhin deutlich, diejenigen vor den folgenden Kopulationen sind differenziert, kompliziert und von gewisser Vikarianz (mit Werbebewegungen des ♀). Auch das ♂ von *T. sisyphium* zeigt eine Vorstufe des „Hochzeitsnetz"-Spinnens. ♂ und ♀ zeigen eine (von Theridiiden bisher unbekannte) „Laterigraden"-Haltung. Ein „Kampf"-Verhalten vor oder zwischen den Kopulationen fehlt oder ist doch sehr stark (auf den s. g. „Schlagabtausch"?) reduziert.

2. Die Kopulationsserie besteht aus 4 bis 7 Kopulationen mit je einem einmaligen Tasterwechsel.
3. Die Kopulationsstellung ist theridiiden-typisch, aber variabel: zunächst fast waagerecht, dann immer steiler werdend (bis zum Nicht-mehr-Funktionieren!).
4. Die Insertionsdauer ist im Mittel 10 s lang, bei der letzten Copula kürzer als bei den vorausgegangenen Kopulationen.
5. Ein Spermanetz wird sofort nach jeder Kopulation (außer nach der letzten) angefertigt.

b) Auszug aus einem Protokoll (Werbebewegungen des ♂ gesperrt!)

Uhrzeit

10.48 Zusammensetzen der Partner. — ♀ schlägt sofort mit den Vorderbeinen, ♂ zeigt Abdomenwippen und -vibration (Rest der Stridulationsvibration?), läuft dann auf dem Netz, abdomenzitternd, mit den Vorderbeinen „tastend" und spinnend. ♀ hängt sich gespreizt auf: die beiden Vorderbeine wie die einer laterigraden Spinne „verschränkt". ♂ spinnt und beißt Fäden durch, darauf schlägt das ♀ erneut mit den Vorderbeinen und zeigt Abdomentrommeln (vgl. *Steatoda (Teutana) triangulosa* [Braun 1956, S. 262—266]). Dann bleibt das ♂ — bis auf ein langsames Abdomenschwenken — ruhig.

11.02 ♂ zieht alle Beine krampfartig und zitternd an den Körper an und streckt sie zitternd wieder ab (= „Krampfzittern"); dadurch wird das gesamte ♀-Netz erschüttert. Dann spinnt das ♂ in 5 bis 6 cm Abstand vom ♀ unregelmäßige Fäden, gelegentlich mit dem Abdomen zitternd.

11.03 ♂ kaut Beinglieder.

11.05 ♂ kaut Pedipalpen und Beintarsen; ♀ verharrt in „Lauer"Stellung, die Beine „laterigrad" abgespreizt.

11.09 ♀ (!) zieht alle Beine rasch an, streckt sie wieder, zieht sie wieder an usw. („Netzschütteln"), darauf schlägt das ♂ mit den Vorderbeinen, die Tiere gehen aufeinander zu, das ♂ tastertrommelnd und vorderbeinschlagend; da sie sich mit den Vorderbein-Tarsen berühren, kommt es zu einem schnellen „Schlagabtausch" (s. Zusammenfassung S. 94), und das ♂ flieht und hängt sich ruhig auf.

11.19 ♂ geht in Richtung des ♀; jetzt zeigt das ♂ das „Netzschütteln" mit allen Beinen (seine Bewegungen sind ruckartiger und wesentlich kürzer in Amplitude und Frequenz als die des ♀), spinnt dann vor dem ♀ (Abstand: 5 bis 6 cm) auf engem Raum, kaut Taster und Tarsen. Dann streicht das ♂ mit dem 3. Beinpaar wiederholt über seine Genitalregion, „setzt" sich dann „gespreizt" und mit leicht schwankendem Abdomen zur Ruhe.

11.26 ♂ zeigt erneut Abdomenklopfen, Taster- und Tarsenkauen, dann ein merkwürdiges „Schaukeln" der Hinterbeine, dann zupft es mit den

Uhrzeit

Krallen aller Beine an den selbstgesponnenen Fäden vor dem ♀ (= Variation des „Netzschüttelns"?), ruht wieder, selten unterbrochen von geringem Hin- und Herschaukeln.

11.29 Beide Tiere gehen aus der Ruhestellung unvermittelt aufeinander zu, verharren — wie „eingefroren" in ihren Bewegungen — dicht voreinander, beide mit abgespreizten Vorderbeinen („Laterigradenstellung"), nur das ♂ zeigt feinste Abdomenvibration, dann schließlich eine Andeutung des „Krampfzitterns", darauf Vorderbeinschlagen und erneut feinste Abdomenvibration. Dann tritt wieder Ruhe ein. Aber wiederum gehen die Tiere — unter beiderseitigem Vorderbeinschlagen — näher aufeinander zu, machen erneut Halt im Abstand von 4½ cm, das ♂ zeigt Abdomenschwenken und dann ein „vorschießendes", kurzes und schnelles Rütteln an den Netzfäden, macht dann wieder Halt (unter Abdomenschwenken) und zeigt erneut „Krampfzittern". Um

11.34 tritt wieder Ruhe ein; nur das ♂ schwenkt leicht mit dem Abdomen.

11.39 Das ♂ zeigt „Krampfzittern" und feinste Abdomenvibration, dann Abdomenklopfen, macht einige „Schritte" vorwärts, hält, schwenkt mit dem Abdomen, macht zweimal „Netzschütteln", hält, schwenkt das Abdomen, vibriert mit dem Abdomen unter leichtem Bein-(+Netzfäden-)Anziehen (Abstand vom ♀ = 4,3 cm), hält, legt beide Vorderbeinpaare an den Cephalothorax an und zuckt mit ihnen ruckartig 7- bis 8mal; dann hängt es erneut ruhig.

11.55 ♂ schlägt „wild" und anhaltend mit den Vorderbeinen und hängt dann ruhig. — Die Beobachtung wurde um

12.30 abgebrochen, die Tiere getrennt und zwei Tage später wieder zusammengesetzt. Nun verhielten sie sich wie folgt:

15.49 Zusammensetzen der Partner; ♂ sofort erregt, klopft mit dem Abdomen, sobald es das ♀-Netz berührt.

15.53 ♀ geht dem ♂ vorderbeinschlagend entgegen; es kommt zum „Schlagabtausch"; darauf spinnt das ♂; das ♀ aber zieht die Beine an, streckt sie wieder und macht so „pumpende" Bewegungen.

16.01 ♂ spinnt erneut vor dem ♀, kaut Taster und Tarsen.

16.05 ♀ macht „Netzschütteln" und Abdomentrommeln, darauf folgt das ♂ mit „Netzschütteln" (kürzer, ruckartiger), dann wieder das ♀ (länger, anhaltender); dann zeigt das ♂ feinstes Abdomenvibrieren; das ♀ kaut Tarsen; darauf prellen beide Tiere erneut vor, und es kommt wieder zum „Schlagabtausch"; das ♂ spinnt wieder.

16.10 Dem männlichen „Krampfzittern" sehr ähnlich zieht das ♀ alle Beine an und rüttelt an den Netzfäden, schlägt dann mit den Vorderbeinen und vertreibt das ♂, das daraufhin ein juveniles ♀ verfolgt, viele Male in eine tote, längst ausgesaugte *Drosophila*-Beute beißt (vgl. Braun 1959). Darauf vertreibt das adulte ♀ das juvenile. Um

Uhrzeit

16.14 kommt es erneut zum „Schlagabtausch" der Partner, das ♀ (!) zeigt feinste Abdomenvibration. Die Tiere hängen jetzt Kopf gegen Kopf nahezu waagerecht, schlagen „rudernd" mit den Vorderbeinen, und da versucht das ♂ die erste Insertion. Der rechte Taster faßt unzureichend, die Haematodocha entfaltet sich nicht, auch der linke Taster wird vergeblich vorgestoßen; dann faßt der rechte Taster für 12 s, dann der linke für ebenfalls 12 s. Die Haematodocha wirkt zweigeteilt, ist glasklar; ihr oberer Teil ist gröber, ihr unterer feiner gestreift. Sie schwillt langsam an, steht etwa 10 s und schwillt langsam ab. Das ♂ stürzt nach der Extraktion des linken Tasters fort und spinnt um

16.16 ein nahezu viereckiges (= *H*-förmiges) Spermagewebe, an dessen Steg in der Mitte ein Faden zu den Spinnwarzen des Tieres zieht. Der Steg wird mit dem 3. Beinpaar gespannt. Spinnen und Samenaufnahme dauern insgesamt noch keine ½ Minute. Der Spermatropfen ist klein, fast kugelig, milchig-trüb und zähflüssig und wird in 10 bis 12 „Tupfern" ganz aufgenommen. Lage des Spermatropfens und Art der Aufnahme: auf dem Steg, direkt. Noch lange tupft das ♂ mit den Palpen auf dem leeren Steg und hängt dann ruhig bis

16.19. Dann zeigt es Tasterkauen, und wieder streicht das 3. Beinpaar die Region der Geschlechtsöffnung.

16.21 Das ♀ erschüttert mit Schwingungen des ganzen Körpers das Netz dreimal und setzt das ♂ damit in passive Bewegungen; auf eine kleine aktive Bewegung des ♂ hin zieht das ♀ alle Beine an den Körper und vibriert total und sehr fein; dann spinnt das ♀ (!) hastig auf der Stelle und zupft um

16.24 mit dem 3. Beinpaar an Fäden und trommelt mit den Pedipalpen auf solchen (♀ sic!).

16.26 Das ♀ zupft erneut mit dem 3. Beinpaar; das ♂ verhält sich völlig ruhig.

16.27 Das ♂ geht ruckartig, tasterkauend und sich putzend, dazwischen klopft es mit dem Abdomen, zeigt dann „Netzschütteln" (diesmal mit seitlichen Exkursionen), dann „Netzschütteln" bei gleichzeitig feinster Abdomenvibration, dann wiederum „Netzschütteln" (kurz nach vorne ruckend!).

16.29 ♂ spinnt, ♀ macht „Netzschütteln" und zieht alle Beine an, wendet sich dann dem spinnenden ♂ zu, das daraufhin ein sehr feines „Netzschütteln" zeigt und weiter spinnt, dann volles „Netzschütteln" demonstriert und abdomenwippend umhergeht (dabei „umwirbt" es mit „kopulationswillig" vorgestreckten Tastern ein juveniles ♀ und geht diesem nach; Übersprungverhalten?). Dabei gelangt das ♂ auch wieder in die Nähe des adulten ♀; dieses macht nun um

16.34 unter schnellem Anziehen und Abspreizen aller Beine eine Wipp- oder Pumpbewegung (bewirkt durch Beugen im Femur-Patellar-Gelenk)

Uhrzeit

und zeigt dann rasendes Abdomentrommeln. Das ♂ wandert — ohne Werbebewegungen — immer „erregter" werdend umher.

16.40 ♂ beißt in eine alte Beutefliege. Während das ♀ nun ruhig hängt, geht das ♂ wiederholt — zappelnd — zur längst toten Fliege, beißt in sie hinein, spinnt sie schließlich („zitternd") weiter ein und zeigt dabei schließlich Scheineinspinnen (vgl. BRAUN 1956, 1959), beißt erneut in die Fliege, spinnt sie mit Spinnstoff ein und trägt sie schließlich mit dem 4. Beinpaar fort. Dabei verhält es sich immer „nervöser". Um

16.46 beißt es wieder in die Fliege und zeigt nur Scheineinspinnen, geht dann unvermittelt (ohne jede Werbebewegung) auf das ♀ zu und kopuliert um

16.48 ohne weitere Präliminarien; die Haltung der Tiere ist dabei stärker zu einander geneigt (etwa 100°) als bei der ersten Kopulation. Der linke Taster wird 11 und darauf der recht ebenfalls 11 s lang eingeführt. Jeweils nach der 9. s jeder Insertion zeigt das ♂ zwei Abdomenschläge, worauf die Haematodocha abschwillt. Nach der zweiten Extraktion stürzt das ♂ davon. Es beginnt sofort, um

16.49 mit dem Bau des 2. Spermanetzes. Diesmal wird der „Mittelfaden" am Steg nicht beobachtet (Beobachtungslage optisch ungünstiger!). In jeweils 8(?)maligem Tupfen wird der Spermatropfen von beiden Tastern ganz aufgenommen; noch lange zeigt das ♂, frei vom Steg, „Nachtupfen". Zitternd verläßt es das Spermanetz.

16.50 Das ♂ rüttelt mit „Krampfzittern", das ♀ reagiert mit „Netzschütteln", das ♂ rüttelt darauf zweimal, das ♀ schüttelt anhaltender, das ♂ rüttelt, das ♀ macht darauf langes „Netzschütteln". Unter diesen Bewegungen sind die Tiere sich allmählich nahe gekommen; es kommt zum „Schlagabtausch" mit den Vorderbeinen, worauf das ♀ seine Vorderbeine wieder „laterigrad" hält; das ♂ entfernt sich, das ♀ aber macht „Netzschütteln" und Abdomentrommeln; dreimal steigert sich dies zu einem rasenden Tremolo des ganzen Körpers; das ♂ bleibt währenddessen völlig regungslos. Dann aber zeigt es ein (reduziertes) „Krampfzittern", worauf das ♀ sehr schnell mit den Vorderbeinen schlägt; beide Verhaltensweisen werden noch einmal wiederholt, und dann preßt das ♂ alle Beine an den Körper und bleibt so hängen. Um

16.56 wendet das ♀ sich ab und zeigt ein dreimaliges schwaches „Netzschütteln". Das ♂ wandert daraufhin umher, erregt, mit „Krampfzittern" (+ Abdomenvibration), Abdomenwippen und Spinnen. Dann hängt es wieder ruhig. Um

16.59 macht es erneut „Netzschütteln" und dann „Krampfzittern" (+ Abdomenvibration); das ♀ bleibt unbeweglich; dann spinnt das ♂.

17.02 Das ♂ verfällt in eine ruckende Gangart (= Ruckgehen), beißt wieder in die längst tote Fliege, geht ruckartig weiter, beißt wieder in die Fliege, macht weiter Ruckgehen. Um

Uhrzeit

17.05 wendet sich das ♀ dem ruckgehenden ♂ zu; es kommt zum „Schlagabtausch", die Kopulationsstellung wird eingenommen, diesmal noch steiler als beim vorigen Male (etwa 90°).

17.06 faßt der rechte Taster für 13, dann der linke für 12 s. Bei der ersten Insertion nach 11, bei der zweiten nach 10 s zeigt das ♂ ein leichtes „Beinpumpen" und dann zwei Schläge mit dem Abdomen, worauf die Haematodocha abschwillt. Nach der Extraktion des zweiten Tasters prallen die Tiere auseinander, und das ♂ baut sofort ein drittes Spermanetz. Wieder ist der in der Mitte des Steges ansetzende und zu den Spinnwarzen ziehende Faden deutlich zu erkennen. Um

17.08 tritt — nach 8 Schlägen des Abdomens gegen die Gespinstkante — der Spermatropfen aus und wird in jeweils sechsmaligem Tupfen aufgenommen. Schon um

17.09 „wirbt" das ♀ wieder; noch „nachtupfend" zeigt das ♂ „Netzschütteln" und „Krampfzittern"; dann spinnt es tasterkauend, während das ♀ „Netzschütteln" zeigt. Jetzt geht das ♂ wieder ruckartig und abdomenschwenkend. Sechsmal zerrt das ♂ (in der Art des „Krampfzitterns"?) an Netzfäden und zeigt Abdomenvibration.

17.14 Das ♂ wiederholt hintereinander folgende Werbebewegungen: auf der Stelle Spinnen, „Netzschütteln", Spinnen, Fädenzerren, „Krampfzittern", Abdomenvibration, Ruckgehen, Fädenzerren, Ruckgehen bis

17.17. Das ♀ hängt währenddessen völlig ruhig. Das ♂ beginnt mit einer neuen Werbeserie: Vorderbeinschlagen, Fädenzerren, „Netzschütteln", Ruckgehen (abdomenschwenkend), „Netzschütteln" (sehr fein), „Netzschütteln" (grob!), vorderbeinschlagend gehend. Jetzt erst wendet sich das ♀ dem ♂ zu.

17.19 Aber das ♂ wendet sich ab und einem juvenilen ♀ zu; dabei geht es im „Ruckgehen" am adulten ♀ vorbei, beißt um

17.21 in die tote Fliege, umspinnt sie erneut und beißt immer wieder in die alte Beute. Erst um

17.24 geht es unmittelbar und direkt auf das ♀ zu und um

17.25 kommt es zum „Schlagabtausch", worauf das ♀ wieder seine Vorderbeine in „Laterigraden"-Haltung bringt; in noch steilerer Stellung als zuvor (weniger als 90°) nehmen nun die Tiere die Kopulationsposition ein; das ♂ inseriert den rechten Taster für 10, den linken für 11 s. Wieder erfolgt vor dem Kollabieren der Tasterblase das (schon beschriebene) Abdomenwippen. Schon um

17.26 baut das ♂, nachdem die Tiere nach der Tasterextraktion wieder sofort auseinandergeprallt sind, das 4. Spermanetz, dessen „Mittelfaden" wieder deutlich zu sehen ist. Mit 12maligem Tupfen (6 pro Taster) wird der Samentropfen total aufgenommen. Während des Auftupfens und des

Uhrzeit

langen „Nachtupfens" schwankt das ♂ — wie „schunkelnd" — um die Längsachse. Dann ruht das ♂ bis

17.29, zeigt dann feinstes Zittern, Ruckgehen, Zittern (viel schneller als das Abdomentrommeln des ♀!) (= ein Zittern mit allen Beinen, das bisher bei den vorangegangenen Werbebewegungen nicht beobachtet wurde!), Spinnen, Ruckgehen (von den Hinterbeinen ausgehend!), Spinnen. Als das ♂ so in die Nähe des ♀ kommt, vertreibt dieses um

17.31 das ♂ durch einen heftigen theridiiden-typischen Ausfall. Das ♂ macht weiter Ruckgehen; es kommt zum „Schlagabtausch"; das ♂ zeigt dem „Krampfzittern" ähnliche Pumpbewegungen, dann Abdomenvibration, Zittern (abdomenschwenkend), erneutes (sehr schnelles) Pumpen, Tasterkauen, leichtes „Krampfzittern", sehr feine Totalvibration, bei der das ♀ mitschwingt und Pumpen. Um

17.36 geht das ♂ aus der ♀-Nähe. Und ohne noch vorausgehendes Werbeverhalten geht das ♂ um

17.40 auf das ♀ zu und inseriert in extrem steiler („übergekippter") Haltung seinen linken Taster für 7 s, wendet sich dann ab, dreht sich noch einmal um (wie um etwas Vergessenes nachzuholen!) und inseriert auch den rechten Taster für 7 s. Dann prallt es zurück, spinnt aber kein Spermanetz, sondern macht auf Netzfäden und „in der Luft" „Samenauftupfbewegungen", geht darauf wieder zu dem ♀ zurück, wird aber von diesem mit Vorderbeinschlagen vertrieben. Dennoch macht das ♂ jetzt Pumpen, Ruckgehen und Spinnen. Dann beißt es bis um

17.46 in die tote, ausgesaugte Fliege, spinnt dann wieder und beißt bis um

17.51 wieder in die Fliege. Nach einer kurzen Ruhezeit zeigt es erneut schwache Werbebewegungen: „Krampfzittern", Abdomenklopfen, Spinnen und Ruckgehen. Um

17.52 vertreibt das ♀ erneut das ♂ mit einem heftigen „Ausfall". Nun hängen sich die Tiere ruhig auseinander. Das ♂ zeigt keine Erregung mehr. (Es verblieb bis zu seinem, drei Wochen später erfolgten Tod unbehelligt im ♀-Netz!)

c) Ergänzende Beobachtungen

Ein begattetes ♀ von *T. sisyphium* kopuliert wahrscheinlich nicht noch einmal mit einem anderen ♂ (durch Mangel an adulten ♂ nicht genügend geprüft!). Ein ♂, das einmal eine volle Kopulationsserie absolviert hat, kopuliert auch mit einem adulten, virginellen ♀ nicht noch einmal. Auch *T. sisyphium* hat kein Begattungszeichen.

4. Vergleich des Sexualverhaltens beider Arten

T. impressum hat ein einfacheres Werbeverhalten als *T. sisyphium*, bei welcher Art beide Geschlechtspartner (zudem deutlich vikariierende) Werbemanöver zeigen. Bei beiden Arten findet sich innerhalb der Werbung ein Spinnverhalten des ♂, das als Vorstufe zum Spinnen eines „Hochzeitsnetzes" angesehen werden darf und das unter Netzspinnen, vielleicht weiter als bisher bekannt, verbreitet ist.[4] *T. impressum* hat innerhalb einer Kopulationsserie nur zwei Kopulationen (oder gar nur eine Kopulation), wobei innerhalb der zweiten, vor der zweiten Tasterinsertion, eine Kurzwerbung eingeschaltet ist (wie das auch bei anderen Netzspinnen beobachtet worden ist!). *T. sisyphium* hat innerhalb einer Serie 4 bis 7 Kopulationen, wobei innerhalb der letzten Kopulation ebenfalls (der Rest einer) Kurzwerbung zwischen die Insertionen der beiden Taster eingeschaltet ist. — Bei beiden Arten werden in einer Kopulation beide Taster nur je einmal verwendet. — Die Insertionsdauer jedes Tasters ist bei *T. impressum* kürzer (2—4 s) als bei *T. sisyphium* (7—13 s). — Die Haematodocha ist bei *T. impressum* nur so groß wie die halbe Cymbiumbreite und einförmig, bei *T. sisyphium* (mit doch so ähnlichem Tasterbau; vgl. WIEHLE 1937, S. 152/153) wesentlich breiter als das Cymbium und zweigeteilt. — Bei beiden Arten schwillt die Tasterblase nur einmal an, steht dann und kollabiert langsam. Nur bei *T. sisyphium* geht dem Kollabieren ein charakteristisches Männchen-Verhalten voraus (wie es GERHARDT auch bei anderen Theridiiden beobachtet hat!). — Werbung und Kopulation dauern bei *T. impressum* insgesamt etwa 1 Std., bei *T. sisyphium* 2 Std. und mehr. Bei *T. impressum* tritt nach jeder Kopulation (= nach der Extraktion des zweiten Tasters) eine kurze Ruhe beider Tiere ein, bei *T. sisyphium* stürzt das ♂ nach der Copula sofort davon. — Bei *T. impressum* wird das Spermanetz erst längere Zeit (bis über 1 Std.) nach der Kopulation gebaut, bei *T. sisyphium* stets sofort nach jeder Kopulation (außer nach der letzten, nach der der Spermanetzbau unterbleibt). — Bei *T. impressum* dauert der Spermanetzbau etwa 1 Minute, bei *T. sisyphium* weniger als ½ Minute. — Bei *T. impressum* ist das Spermanetz rautenförmig (= doppeldreieckig) und das ♂ spannt den Steg nicht mit dem 3. Beinpaar, das ♂ von *T. sisyphium* dagegen baut ein annähernd viereckiges (= *H*-förmiges) Spermanetz, spannt den Steg mit dem 3. Beinpaar und befestigt am Steg und senkrecht zu diesem in der Mitte einen Faden, den es mit den Spinnwarzen festhält. — Ejakulation des Samens, seine Form, Farbe und Konsistenz sind bei beiden Arten gleich: wenige Schläge des Abdomens gegen die Gespinstkante befördern den Spermatropfen auf die Oberseite des Steges, der Tropfen ist klein, kugelrund, milchigweiß und zähflüssig und wird, indem die Taster die Gespinstkante wechselweise umgreifen, direkt und vollständig aufgenommen. — Das *T.-sisyphium*-♂ zeigt bei der Samenaufnahme ein Schaukeln um die Längsachse und ein langes „Nach-

[4] Ein „Hochzeitsnetz" wurde zuerst von GERHARDT 1923 bei Asageneen entdeckt und des weiteren zunächst nur bei diesen bekannt (BRAUN 1956); 1958 aber fand SPASSKY ein solches bei *Dictyna uncinata* Thor. und 1961 BRAUN eines bei *Ostearius melanopygius* (Cbr.), also bei Dictyniden und Linyphiiden!

tupfen" auf dem Steg, auf anderen Netzfäden oder in der Luft; beide Verhaltensweisen wurden bei *T. impressum* nicht beobachtet. — Die Kopulationsstellung ist bei beiden Arten eine typische *Theridion*-Stellung (siehe GERHARDT u. KAESTNER 1931/41); bei *T. impressum* ist sie bei beiden Kopulationen einer Serie gleich: das ♂ führt seine Taster aus einer Position etwa im rechten Winkel zum ♀ ein, bei *T. sisyphium* wird die erste Kopulation fast aus parallelwaagerechter Haltung (♂ in etwa 180° zum ♀) beider Tiere ausgeführt, bei den späteren Kopulationen kommt das ♂ steiler von oben und führt von dort (Winkel bis unter 90°) seine Taster ein (bis schließlich eine Tasterinsertion zur Unmöglichkeit wird). — Bei *T. impressum* läßt sich ein begattetes ♀ ein zweites Mal verpaaren und zur Begattung bringen, bei *T. sisyphium* nicht (?). — Bei *T. impressum* ist das ♂ zu mehreren Kopulationsserien in der Lage, das *T.-sisyphium*-♂ kopuliert nach einer Kopulationsserie auch selbst mit einem unbegatteten ♀ nicht mehr (es reagiert auf die ♀-Werbung nicht mehr oder nur noch schwach und wird bald vom ♀ vertrieben). — Beiden Arten fehlt ein Begattungszeichen.

5. Das Sexualverhalten der *T.-sisyphium*-Gruppe im Vergleich zu demjenigen anderer Theridiiden

T. impressum und *T. sisyphium* haben gemeinsam ein mehr oder weniger kompliziertes Werbeverhalten, wie es bisher noch von keinem Angehörigen der Gattung *Theridion* (s. str.) beschrieben wurde. Da GERHARDT, dem wir die meisten sexualbiologischen Untersuchungen an Spinnen verdanken (so allein an 13 Theridiiden-Arten!) dem Werbeverhalten nicht die gleiche Aufmerksamkeit wie dem eigentlichen Kopulationsgebaren geschenkt hat und er sichtlich manche zum Werbeverhalten gehörende Bewegungsweisen unter „sexueller Erregung" kategorisiert und daher nicht differenziert hat, lassen sich Vergleiche mit anderen Theridiiden im wesentlichen nur auf das eigentliche Kopulationsverhalten stützen.

Innerhalb dieses haben die beiden Arten der *sisyphium*-Gruppe gemeinsam: kurze Kopulationen (innerhalb einer Kopulationsserie verschiedener Länge) mit nur einmaligem Tasterwechsel, Samenaufnahme nach jeder (außer der letzten) Kopulation.

Nach diesem Verhalten (das auch so von LOCKET 1926 für *T. sisyphium* geschildert wird) gehört die *sisyphium*-Gruppe der GERHARDTschen *Theridion-varians*-Gruppe an,[5] zu der GERHARDT noch *T. denticulatum* Walckenaer 1802 und *Theridion (Phyllonetis) lineatum* (Linné 1758) zählt. *T. denticulatum* ist (wie WIEHLE 1952 bewies) eine Sammelart. Nach GERHARDTs Biotopschilderung (= an Fensterinnenseiten) hat er *T. melanurum* Hahn 1831 vor sich gehabt. PETER (Staatsarbeit Univers. Mainz 1961) hat auf Anregung des Verfassers das Sexualverhalten sowohl von *T. melanurum* als auch *T. neglectum* Wiehle 1962 (der u. a. in *T. „denticulatum"* enthaltenen Nachbarart!) untersucht und ge-

[5] Nach den Angaben LOCKETs (zit. n. GERHARDT 1927) habe ich deshalb auch in einer früheren Veröffentlichung (1956) *T. sisyphium zur T.-varians*-Gruppe gestellt.

zeigt, daß sich beide Arten der *T.-varians*-Gruppe anschließen. *T. (Phyllonetis) lineatum* ist Typus der Gattung *Enoplognatha* Pavesi 1880 (wie LEVI 1957 nachwies!) und muß richtig *Enoplognatha ovata* (Clerck 1757) heißen. Solange das Sexualverhalten anderer *Enoplognatha*-Arten ununtersucht und unbekannt ist, ist ein abschließendes Urteil über dasjenige von *E. ovata* unmöglich; dennoch scheint es richtig, die Art — auch ihrem, von GERHARDT untersuchtem Verhalten nach — aus der *T.-varians*-Gruppe herauszunehmen, da bei ihr (wie GERHARDT besonders 1924 erkennen läßt) keine Kopulationsserie (also eine Folge von getrennten Kopulationshandlungen) existiert, sondern eine „kontinuierliche Folge alternierender Insertionen beider Taster" (GERHARDT) erfolgt, auf welche dann erst (nach etwa 15 bis 20 min) die Samenaufnahme beginnt. — Noch einmal: die beiden einheimischen Arten der (morphologischen) *T.-sisyphium*-Gruppe (5. Gruppe (*notatum*) i. S. WIEHLES 1937, S. 151) würden sich sexualbiologisch der *T.-varians*-Gruppe (i. S. GERHARDTS) anschließen lassen, wenn beide Arten nicht durch ihre Werbeverhalten (das GERHARDT, träte es in ähnlicher Form bei einem Angehörigen der *varians*-Gruppe auf, unmöglich hätte entgehen können!) charakterisiert und von den Vertretern der *varians*-Gruppe abgehoben würden. (PETER [s. o.] hat auch bei *T. melanurum* und *T. neglectum* das Fehlen eines eigentlichen Werbeverhaltens konstatiert!)

Wendet man die — auf Grund morphologischer Kriterien gewonnene — korrekte moderne Nomenklatur (vgl. bes. LEVI 1956, 1957) auf die (insbesondere) von GERHARDT untersuchten Theridiiden an, so konstatiert man, daß GERHARDT mit seinen wiederholten Hinweisen auf die Heterogenität der Gattung *Theridion* Walckenaer 1805, dann auch der Familie der Theridiiden (GERHARDT plädiert z. B. für die Familienselbständigkeit der Asageneae!), eine Heterogenität, die GERHARDT allein aus seinen Beobachtungen des Sexualverhaltens folgerte, eben jene moderne Nomenklatur antizipiert hat, die auch jene von GERHARDT angenommenen phyletischen (!) Zusammenhänge zu fixieren versucht.

Unter den Theridiiden lassen sich dann folgende sexualbiologisch definierte Gruppen unterscheiden:

1. *Theridion-varians*-Gruppe: häufige kurze Kopulationen, abwechselnder Tastergebrauch, wiederholte Samenaufnahmen (nach jeder Kopulation beider Taster innerhalb einer Kopulationsserie). — Hierzu: *T. varians* Hahn 1831, *T. melanurum* Hahn 1831, *T. neglectum* Wiehle 1960.[6]

2. *Theridion-sisyphium*-Gruppe: Kopulationsverhalten der *T.-varians*-Gruppe, aber mehr oder weniger kompliziertes, doch wenig straff organisiertes Werbeverhalten (mit dem Spinnen eines primitiven, männlichen „Hochzeits-

[6] Es wäre zu prüfen, inwieweit andere Angehörige der morphologischen 8. Gruppe („denticulatum") i. S. WIEHLES, also etwa die einheimischen Arten *T. ornatum* Hahn 1831 [= ? *T. pictum* (Walckenaer 1802)], *T. simile* C. L. Koch 1836, *T. familiare* Cambr. 1871, *T. pinastri* L. Koch 1872 u. a., in ihrem Sexualverhalten zur *T.-varians*-Gruppe gehören!

netzes" und Abdomentrommeln des ♀), Werbeverhalten auch des ♀. — Hierzu: *T. impressum* L. Koch 1881 und *T. sisyphium* (Clerck 1757).[7]

3. *Enoplognatha*-(*ovata*-)Gruppe: [GERHARDT: *T.* (*Phyllonetis*) *lineatum*!] Keine Kopulationsserie, sondern kontinuierliche Folge alternierender Insertionen beider Taster, gefolgt von der Samenaufnahme. — Hierzu: *Enoplognatha ovata* (Clerck 1757).

4. *Achaearanea*-(*tepidariorum*)-Gruppe: (GERHARDT: *Theridion t.*!) Kurze Tasterinsertionen (mit einmaligem Schwellen der Haematodocha) und mehrere Kopulationsserien vor einer Samenaufnahme. — Hierzu: *A. tepidariorum* C. L. Koch 1841, *A. lunata* (Clerck 1757) (?) (GERHARDT: *T. lunatum* oder *formosum*!).[8]

5. *Conopistha*-Gruppe: (GERHARDT: *Argyrodes gibbosus*!) Kopulationsverhalten der *Achaearanea*-Gruppe, aber zusätzlich Werbeverhalten. — Hierzu: *Conopistha argyrodes* (Walckenaer 1841) [= *Argyrodes gibbosus* (H. Lucas)].

6. *Neottiura*-(*bimaculata*-)Gruppe: (GERHARDT: *Theridion bimaculatum*!) Lang dauernde Kopulationen jeweils mit nur einem Taster und darauf folgende Samenaufnahme. — Hierzu: (der einzige Vertreter der Gattung *Neottiura* Menge 1868) *Neottiura bimaculata* (Linné 1767).

7. *Latrodectus*-Gruppe: Ohne eigentliche Werbung eine (unter allen untersuchten Theridiiden) abweichende Kopulationsstellung, bei der das sehr kleine ♂ das ♀ vor der Copula mit „Fesselfäden" umspinnt. Es wird nur ein Taster (für 4 min) inseriert. (Die Samenaufnahme ist noch nicht beobachtet worden.)[9] Hierzu: *Latrodectus? tredecimguttatus* (Rossi 1790).

8. *Asageneen*-Gruppe: kompliziertes, straff organisiertes Werbeverhalten (mit Stridulationsvibration) des ♂ auf einem vom ♂ gesponnenen „Hochzeitsnetz", Abdomentrommeln des ♀. — Hierzu die (untersuchten Vertreter der) Gattung: *Steatoda* Sundevall 1833 mit den Untergattungen *Steatoda*, *Asagena* Sundevall 1833, *Teutana* Simon 1881 und *Lithyphantes* Thorell 1870.[10]

a) *Steatoda*-Untergruppe: etwa 2 Std. dauernde Einzelinsertionen; nur eine Insertion eines Tasters an einem Tag; die Haematodocha schwillt jede Sekunde. — Hierzu: (S.) *bipunctata* (Linné 1758), (S.) *borealis* (Hentz 1850).

---

[7] Falls nicht *T. ohlerti* Thorell 1870 (= *T. umbraticum* L. Koch 1872 i. S. WIEHLES) zur Gruppe gehört [WIEHLE stellt die Art zur 7. Gruppe (*lunatum*), also quasi zur Gattung *Achaearanea* Strand 1929], ist der einzige weitere Vertreter der „morphologischen" *sisyphium*-Gruppe *T. lyricum* Walckenaer 1841 aus Nordamerika. Nach dem Pedipalpenbau (♂) scheint die *T.-frondeum*-Gruppe i. S. LEVIS 1959 verwandt zu sein, besonders *T. everum* Keyserling 1884 aus Mittel- und Südamerika.

[8] Das nicht ganz geklärte Verhalten von *A. lunata* ist nachzuprüfen; u. a. wäre das der einheimischen Art *A. saxatilis* C. L. Koch 1834 zu untersuchen.

[9] Es scheint mir nicht sicher, daß GERHARDT eine vollständige Copula beobachtet hat. Auch die Artbestimmung ist — nach GERHARDTs eigener Angabe — unsicher.

[10] LEVI (1957) hat die Gattungen *Asagena*, *Teutana* und *Lithyphantes* aus morphologischen Gründen aufgelöst, sich aber (schriftl. Mitt.) bereit erklärt, die ethologischen Besonderheiten der „Gruppen" innerhalb der Gattung *Steatoda* durch den Rang von Untergattungen zu kennzeichnen.

b) *Asagena*-Untergruppe: Einstündige Einzelinsertion beider Taster, aber an einem Tag; Haematodocha schwillt jede Minute einmal. — Hierzu: (*Asagena*) *phalerata* (Panzer 1801).

c) *Teutana*-Untergruppe: mehrere kürzere Insertionen mit wechselnden Tastern. — Hierzu (*T.*) *grossa* (C. L. Koch 1838), (*T.*) *castanea* (Clerck 1757), (*T.*) *triangulosa* (Walckenaer 1802).

d) *Lithyphantes*-Untergruppe: Kopulationsmodus der *Theridion-varians*-Gruppe, aber Asageneen-Werbeverhalten. Hierzu: (*L.*) *paykulliana* (Walckenaer 1805).[11]

6. Diskussion

Die (auf S. 101 gegebene) Zusammenstellung zeigt, daß die beiden hier untersuchten Arten der *Theridion-sisyphium*-Gruppe sich in ihrem Kopulationsverhalten der *Theridion-varians*-Gruppe anschließen, ja, nach ihm allein, zu ihr gerechnet werden müßten; ihr Werbeverhalten aber sondert sie aus dieser Gruppe aus. Dieses, in ihm besonders der Bau eines, wenn auch primitiven „Hochzeitsnetzes", das Abdomentrommeln des ♀ und das weibliche, z. T. in Vikarianz mit dem männlichen Werbeverhalten auftretende, Werbeverhalten, stellt die *sisyphium*-Gruppe (in bezug auf das Sexualverhalten) vielmehr in die Nähe der Asageneen (innerhalb dieser neben die *Lithyphantes*-Untergruppe). — Nun wäre es sicher verfehlt, wollte man aus dieser Ähnlichkeit eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zu den Asageneen postulieren. —

Die Ethologen sind sich im allgemeinen darüber einig, daß Verhaltensweisen konservativer als morphologisch-anatomische Kriterien zu sein pflegen: Jene können erhalten sein, wenn diese, auf die jene sich „bezogen", rudimentiert oder verlorengegangen sind.

Alle Theridiiden haben (als Familiencharakteristikum) eine Reihe von 6 bis 10 „gekämmten" Borsten auf der Unterseite des Tarsus des 4. Beinpaares, alle Theridiiden-♂ besitzen zudem mindestens Reste eines thoraco-abdominalen Stridulationsorganes. — Dieses Stridulationsorgan ist bei den Asageneen (und einigen anderen Theridiiden-Gruppen bzw. -Gattungen) allgemein wohl ausgebildet und sichtlich voll funktionstüchtig (vgl. Meyer 1928, Braun 1956). Sicher dient es zur artspezifischen Modulation der Netzerschütterungen beim männlichen Werbeverhalten, in dem die Stridulationsvibration regelmäßig auftritt. Bei den *Theridiae* (s. str.), also auch bei den *Theridion*-Arten der *sisyphium*-Gruppe, ist das ♂-Stridulationsorgan zurückgebildet, und auch seine Rudimente sind nur mühsam nachweisbar. — Dennoch hat sich bei beiden (untersuchten) Arten anscheinend die Stridulationsvibration (über das spinnenübliche Abdomenklopfen hinaus) erhalten (s. Protokolle, S. 96). Zugleich sind weitere, von den Asageneen bekannte (vgl. Braun 1956, S. 295—300) Werbe-

[11] Noch nicht untersucht ist die einheimische Art (*L.*) *albomaculata* (de Geer 1778); (*L.*) *paykulliana* ist eine Spezies der Mediterraneis. Gerhardt hat (1933) auch bei der (vorderorientalischen) Asagenee *Crustalina conspicua* (Cambridge 1872) sichtlich ein Werbeverhalten beobachtet und andeutungsweise beschrieben; da er aber die Copula der Art nicht sah, kann z. Z. eine eigene *Crustalina*-Gruppe [zu der die einheimische *C. guttata* (Wider 1834) gehören „dürfte"] nicht fixiert werden.

bewegungen (Hochzeitsnetzbau, Abdomentrommeln des ♀) auch bei *T. impressum* und *T. sisyphium* beobachtet worden, zu denen vielleicht auch noch andere Werbebewegungen bes. von *T. sisyphium* („Krampfzittern", „Netzschütteln") gezählt werden können, Werbebewegungen allerdings, die (weniger fixiert und deutlich) bei vielen Netzspinnen in ähnlicher Weise vorzukommen scheinen. —

Es ist also zu fragen (ohne genügend breite Beobachtungsergebnisse freilich nicht entschieden zu beantworten), ob nicht die Asageneen (die *Theridiidae stridulantes* auct.) eine Art Stammgruppe sind, u. a. die *Theridion-sisyphium*-Gruppe im Vergleich zu den Asageneen eine abgeleitete, progressive Gruppe ist, die — bei Abbau des Stridulationsorganes — archaisches (Werbe-)Verhalten konserviert hat[12], das dann seinerseits in anderen Theridiiden-Gruppen (so der *T.-varians*-Gruppe) reduziert worden ist oder ganz verloren ging. — Daraus folgt allerdings die Frage, worin bei eben diesen Theridiiden die männliche „Legitimation" (i. S. PETERS') vor dem ♀ besteht. Sie könnte chemischer Observanz sein (vgl. auch BRAUN 1958), und dafür spräche in etwa auch das Verhalten des *T.-impressum*-♂ vor der ersten Kopulation,[13] könnte aber auch sich erst taktil (nicht vibratorisch) und dann (ebenso taktil) im eigentlichen Kopulationsverhalten darstellen, das bisher vielleicht auch als zu einförmig gesehen und beschrieben wurde. Hierüber aber können nur sehr zahlreiche Beobachtungen bei e i n e r Art und evtl. Filmanalysen bei mehreren Arten Aufschluß geben. —

Es scheint somit nicht unnütz, zunächst einmal weiter vergleichende Beobachtungen an Theridiiden zu sammeln, auf die Gefahr hin, nur wenige Modifikationen entdecken zu können. Sicher aber werden sich weitere interessante Tatsachen zutage fördern lassen, wenn es gelingt, noch nicht untersuchte Theridiiden-Gruppen (so die *Episineae, Euryopeae, Dipoeneae, Pholcommateae, Coresseae* [= *Theonoëae*] mit 16 Arten in der einheimischen Fauna) sexualbiologisch zu erforschen und ihr Verhalten zu beschreiben.

Schrifttum

BRAUN, R.: Zur Biologie von *Teutana triangulosa* (Walck.) (*Araneae, Theridiidae, Asageneae*). Z. wiss. Zool. **159** (3/4) (1956) 255.

— Das Sexualverhalten der Krabbenspinne *Diaea dorsata* (F.) und der Zartspinne *Anyphaena accentuata* (Walck.) als Hinweis auf ihre systematische Eingliederung. Zool. Anz. **160** (7/8) (1958) 119.

— „Übersprungverhalten" bei echten Spinnen (Araneae). Zool. Anz., 23. Suppl. (1960) 342.

— Ernährungs- und Fortpflanzungsbiologie einer Donacocharee: *Ostearius melanopygius* (Cambridge 1879) (Arach., Aran., Linyphiidae). Zool. Anz. **167** (5/6) (1961) 183.

[12] Auch das Spinnen eines unvollkommenen „Hochzeitsnetzes" bei der *Theridion-sisyphium*-Gruppe kann in diesem Zusammenhang als „Relikt" angesehen werden: Die Stridulationsvibration wird auf dem „Hochzeitsnetz" allein voll wirksam. *T. impressum* und *T. sisyphium* haben Stridulationsvibration und Relikte des Hochzeitsnetzbaues bewahrt!

[13] Man kann sich vorstellen, daß die „Sprödigkeit" des ♀ innerhalb der Kopulationsserie zunimmt, so daß zur chemischen die taktile und schließlich die vibratorische „Legitimation" des ♂ zu deren Überwindung hinzutreten muß.

Gerhardt, U.: Vergleichende Studien über die Morphologie des männlichen Tasters und die Biologie der Kopulation bei Spinnen. Arch. Naturgesch. **87** (A) (1921) 78.
— Weitere sexualbiologische Untersuchungen an Spinnen. Arch. Naturgesch. **87** (A, 10) (1923) 1.
— Weitere Studien über die Biologie der Spinnen. Arch. Naturgesch. **90** (A) (1924) 85.
— Neue Studien zur Sexualbiologie und zur Bedeutung des Größendimorphismus der Spinnen. Z. Morph. Ökol. Tiere **1** (1924) 507.
— Weitere Untersuchungen zur Biologie der Spinnen. — Z. Morph. Ökol. Tiere **6** (1926) 1.
— Neue biologische Untersuchungen an einheimischen und ausländischen Spinnen. Z. Morph. Ökol. Tiere **8** (1927) 96.
— Biologische Studien an griechischen, corsischen und deutschen Spinnen. Z. Morph. Ökol. Tiere **10** (1928) 576.
— Neue Untersuchungen zur Sexualbiologie der Spinnen, insbesondere an Arten der Mittelmeerländer und der Tropen. Z. Morph. Ökol. Tiere **27** (1933) 1.
— und A. Kaestner: Araneae, in: Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zool., III. 2. 2 (1931/41).
Levi, H. W.: The Spider Genera *Coressa* and *Achaearanea* in America North of Mexico. Amer. Mus. Novit. **1718** (1955) 1.
— Proposed use of the plenary powers to preserve the accustomed usage of the generic names „*Theridion*" Walckenaer, 1805 and „ *Enoplognatha*" Pavesi, 1880 (Class Arachnida, Order Araneae). Bull. zool. Nomencl. **12** (1) (1956) 1.
— The Spider Genera *Neottiura* and *Anelosimus* in America (Araneae: Theridiidae). Trans. Amer. Micr. Soc. **75** (4) (1956) 407.
— The Spider Genera *Enoplognatha, Theridion* and *Paidisca* in America north of Mexico (Araneae, Theridiidae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **112** (1) (1957) 1.
— The Spider Genera *Crustulina* and *Steatoda* in North America, Central America, and the West Indies (Araneae, Theridiidae). — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. **127** (3) (1957) 367.
— The Spider Genera *Achaearanea, Theridion* and *Sphyrotinus* from Mexico, Central America and the West Indies (Araneae, Theridiidae). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. **121** (3) (1959) 57.
— Problems in the Spider Genus *Steatoda* (Theridiidae). Syst. Zool. 8 (3) (1959) 107.
Locket, G. H.: (With some corroborating notes by W. S. Bristowe.) Observations on the mating habits of some web-spinning spiders. Proc. Zool. Soc. London **4**, 1926 (zit. n. Gerhardt 1927).
Meyer, E.: Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen. Z. Morph. Ökol. Tiere **12** (1) (1928) 1.
Montgomery, T. J.: Studies on the habits of spiders, peculiarly of the mating period. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **55** (1903) 59.
Peter, G.: Zur Biologie und Ethologie von *Theridion melanurum* Hahn mit einigen vergleichenden Beobachtungen an *Theridion neglectum* Wiehle (Araneida, Theridiidae). Staatsarb. d. Univers. Mainz 1961.
Peters, H.: Die Sexualbiologie der Spinnen. Imago **19** (2) (1933) 198.
Spassky, S. A.: *Dictyna uncinata* Thor. (Aranei, Dictynidae). Biological essay. (Russ. m. engl. Zus.-fass.) Zool. Zh. **37** (7) (1958) 1006.
Wiehle, H.: 26. Familie: Theridiidae oder Haubennetzspinnen (Kugelspinnen), in: Dahl: Die Tierwelt Deutschlands . . ., Spinnentiere oder Arachnoidea VIII, **31**, 119, Jena 1937.
— Eine übersehene deutsche *Theridion*-Art. Zool. Anz. **149** (9/10), (1952) 277.

Zoologisches Institut der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald
(Direktor: Professor Dr. Rolf Keilbach)

Der Bewuchs an Seetonnen im Mündungsgebiet des Peenestroms

Von

H.-J. Subklew[1] und H. Thomaschky

Mit 8 Abbildungen

(Eingegangen am 20. Oktober 1962)

Die Fauna und Flora der schwimmenden Seezeichen (Tonnen) der Ostsee ist bisher nicht bearbeitet. Lediglich Neuhaus (1933) hat zur Ergänzung seiner fischereibiologischen Arbeit Teile einzelner Tonnen aus dem Oderhaff und dem Peenestrom untersucht. Die vorliegende Arbeit ist als orientierende Bestandsaufnahme des Tonnenbewuchses im mittleren Teil der Ostsee anzusehen. Aus der Nordsee liegen hierzu bereits einige Aufsätze vor (Kirchenpauer 1862, Caspers, Beth 1952 und Villwock 1960), so daß dieser Biotop in beiden Gebieten verglichen werden kann.

Als Untersuchungsgebiet im Bereich der mittleren Ostsee wurden die Gewässer um Usedom und Rügen ausgewählt (Abb 1). Hier mündet der Peenestrom, der westliche Deltaarm der Oder, der für die Schiffahrt bis Wolgast von einer 6 m tiefen Fahrrinne durchzogen wird. In seinem Mündungsgebiet verbindet die Tonnenbank-Rinne und das Osttief-Fahrwasser den Peenestrom mit dem Seegebiet, aus dem die Leuchttonnen des Kurs weges, die in 2 sm Abstand längs der Ost- und Nordküste Rügens verankert sind, bearbeitet wurden. Das westliche Mündungsgebiet wird durch zahlreiche Untiefentonnen des Greifswalder Boddens charakterisiert. Der Peenestrom fließt bei westlichen Winden durch das östliche Fahrwasser, das „Loch", bei der Insel Ruden in die Ostsee, bei östlichen Winden strömt er in den Greifswalder Bodden. Daher schwankt der Salzgehalt zwischen 1 bis 7‰, da das Stromgebiet abwechselnd Fluß-, Haff- und Ostseewasser oder deren Gemische führt. Im Gebiet des hier bearbeiteten Kursweges schwankt der Salzgehalt zwischen 7,5 bis 10‰. Im Greifswalder Bodden zwischen 5 bis 9‰, mit 6,5‰ als Durchschnitt.

Aus diesen Bereichen wurden 99 Tonnen bearbeitet, deren Liegeplatz aus Abbildung 1 ersichtlich ist. Der größte Teil dieser Seezeichen, die von März bis November 1958 im Wasser gelegen hatten, sowie zwei Tonnen aus der Tromper Wiek, die von November 1956 bis November 1958 auf Position gelegen hatten, wurden auf den Tonnenhöfen untersucht. Die Bojen der Tonnenbank-Rinne, deren Liegezeit sich von Oktober 1957 bis Oktober 1958 erstreckte, konnten auf einem Tonnenleger unmittelbar nach dem Heben inspiziert werden.

Der Tonnenbewuchs im Peenestrom von Wolgast bis in die Nähe der Tonnenbank-Fahrrinne wird beherrscht von *Cordylophora caspia* Pallas, die den gesamten Tonnenkörper sowie die Glieder der Ankerkette mit einem dichten Rasen überzieht. Die Stämmchen erreichen selbst an den Tonnen, die acht Monate gelegen hatten, eine Höhe von 5 bis 10 cm (Abb. 2 u. 3). Zu *C. caspia* traten *Dreissena polymorpha* Pallas und *Corophium curvispinum* K. O. Sars., die sich vornehmlich an den Zweigen von *Cordylophora* festgesetzt hatten und

[1] Dr. H.-J. Subklew, Zool. Institut Greifswald, Joh.-Seb.-Bach-Str. 11/12.

eine hohe Besiedlungsdichte erreichten. Neben diesen 3 Arten befanden sich auf den Tonnen die frei beweglichen Isopoden *Cyathura carinata* Kröyer und *Asellus aquaticus* L. Die Besiedlung aller Tonnen war in bezug auf die Arten und die Intensität sehr einheitlich. Sie besteht aus Faunenelementen der mixo-

Abb. 1. Übersicht über das Untersuchungsgebiet und den Balanusanteil auf den Tonnen in %

Abb. 2. Cordylophoraüberzug mit eingestreuten Balaniden an Tonne *H*

Abb. 3. Cordylophorabesiedlung am Stiel der gleichen Tonne

oligohalinen Zone, zu deren typischen Vertretern die euryhaline Brackwasserart *Cordylophora caspia* sowie die euryhalinen Süßwasserarten *Dreissena polymorpha* und *Corophium curvispinum* gehören.

Zu den Tonnen des Peenestroms standen vergleichsweise 20 Seezeichen aus dem Achterwasser und dem Kleinen Haff zur Verfügung. Auch hier bestand die Fauna aus *Cordylophora, Dreissena* und *Corophium curvispinum,* jedoch mit dem Unterschied, daß das Bewuchsbild hier durch *Corophium*-Massenansiedlungen (Abb. 4 u. 5) bestimmt wird. *Cordylophora* trat nur in einzelnen

Abb. 4. Tonne 78 aus dem Kleinen Haff mit 2 bis 3 cm dickem Corophiumschlick überzogen

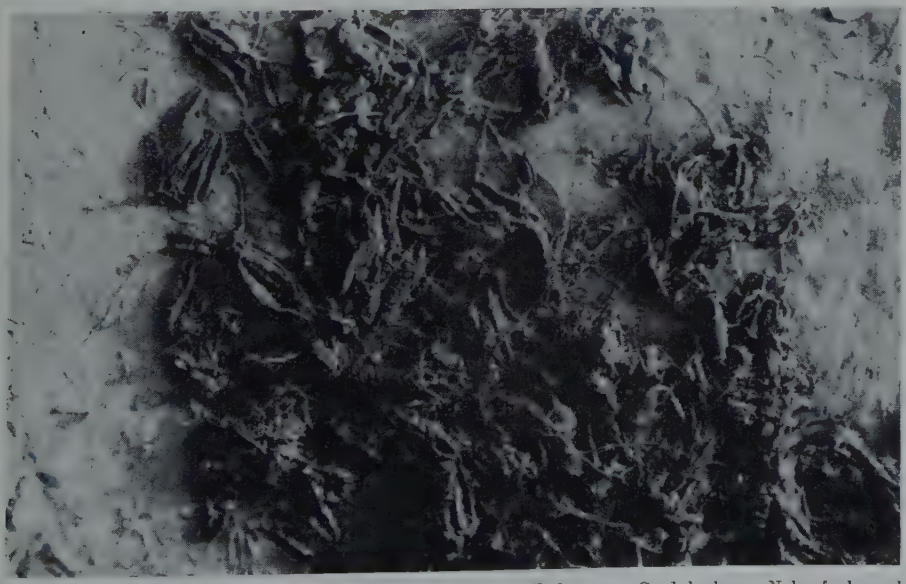


Abb. 5. Lage der einzelnen Schlickgehäuse und vereinzelte Fäden von Cordylophora. Nahaufnahme der gleichen Tonne

Zotten in Erscheinung. Dieses Gebiet dürfte in die mixo-oligohaline Zone einzuordnen sein.

Das *Cordylophora*-Faunenbild des Peenestroms nördlich von Wolgast war bis zu Tonne Z anzutreffen. Es wurde von hier ab etwas durch *Balanus improvisus* Darwin verändert, da bis Tonne K nur wenige Individuen (38) auf dem gesamten Tonnenkörper gezählt werden konnten, deren Individuen ab Tonne T auf 4 bis 5/dm² anstieg. Bis zur Tonne A nahm die Zahl der Seepocken ständig zu und erreichte 90 bis 105 Individuen/dm², womit etwa 80% der gesamten Tonnenoberfläche eingenommen war. Die Zunahme von *Balanus* zur Mündung des Peenestroms ist in Abbildung 1 zu erkennen. Abweichend von dieser Feststellung ergab sich bei Plattenversuchen und Bootsuntersuchungen in den Jahren 1959 bis 1961, daß die Besiedlungsintensität im Hafen von Wolgast 1 Seepocke/dm² beträgt. Es könnte jedoch sein, daß es sich hier um eine spezielle Hafenlebensgemeinschaft handelt, die von der Gemeinschaft des Stromes abweicht. Der Zunahme von *Balanus* in Richtung Bodden steht eine Abnahme von *Dreissena* und *Cordylophora* gegenüber. *Dreissena* war vereinzelt an Tonne D festzustellen, fehlte jedoch an Tonne C vollständig. *Cordylophora* siedelte bis zu Tonne H in gleicher Stärke wie im Peenestrom, auf den sich nördlich anschließenden Tonnen in Horsten und einzelnen Fäden. Bemerkenswert war die Zusammensetzung der Fauna auf der Verankerung der Tonnen L—O. Während die Tonnenkörper den charakteristischen Bewuchs des Peenestroms aufwiesen, waren die Ankerketten der Bojen ganz mit *Mytilus edulis* bewachsen, deren maximale Größe 3,5 cm betrug.

Epizoisch trat auf den Miesmuscheln *Balanus improvisus* und *Membranipora crustulenta* Pallas auf. Die Erklärung dieser unterschiedlichen Besiedlung durch eine vertikale Schichtung von Strom- über Seewasser befriedigt nicht, da dann die Tiefe des Oberflächenwassers genau so groß sein müßte wie der Tiefgang der Tonne. Andererseits müßte sich der Übergang der Lebensgemeinschaften auf den Tonnen oder der Ankerkette erkennen lassen. Selbst in diesem Gebiet strebt somit der Bewuchs einem *Mytilus*-Klimax-Stadium zu, da die Ankerketten mit Ankerstein nur alle 3 Jahre gehoben werden.

Die anschließenden Mündungsgebiete des Peenestroms gehören in die mixo-β-mesohaline Zone. Hierzu zählt zunächst die Tonnenbank und die Osttiefrinne, deren Seezeichen nur geringe Unterschiede in bezug auf ihre Bewuchsintensität aufwiesen. Die sessile Fauna wurde durch *Balanus improvisus*, *Laomedea lovenii* Allmann, *Membranipora crustulenta* und *Mytilus* vertreten (Abb. 6). *Balanus* bedeckte etwa 60% (40—50 Ind./dm², ⌀ 8—10 mm) der Fläche aller Tonnen. Östlich des Ruden fanden sich an den Balaniden zahlreiche kleine Miesmuscheln (60—100 Ind./dm², Schalenlänge 2—3 mm) festgeheftet. An den Seezeichen N bis T trat *Mytilus* nur in vereinzelten Exemplaren auf, die sich an den unteren Teilen der Tonnen angeheftet hatten. *Laomedea* und *Membranipora* waren gleichfalls an einigen Tonnen auf sehr kleinen Flächen anzutreffen.

Der Algenbewuchs im gesamten Untersuchungsgebiet war spärlich. Ein Streifen von etwa 30 cm in der Tauch- oder Wechselzone war von *Enteromorpha*

Abb. 6. Tonne *B* der Tonnenbank-Rinne mit 80% Balanusbefall und eingestreuten Cordylophorafäden

spec. besiedelt. Die Tauchzone entspricht etwa der unteren Spritzzone an Steilufern und Küstenbauwerken.

Im Gebiet der Tonnenbank-Rinne siedelte in entsprechender Stärke Cladophora statt Enteromorpha. Im Greifswalder Bodden war diese Besiedlung äußerst spärlich. Neben Diatomeen fanden sich einzelne Ceramiumbüschel auf dem mittleren und unteren Teil aller Tonnen.

Der Bewuchs der Seezeichen des Greifswalder Boddens entspricht etwa dem der Tonnen der Tonnenbank- und der Osttief-Rinne. *Balanus improvisus* und *Membranipora crustulenta* sind die Hauptvertreter. Die Stärke des Balanidenbefalls an den einzelnen Tonnen wird in Abbildung 1 dargestellt. Danach liegt die durchschnittliche Befallsdichte bei 90 bis 110 Balaniden pro dm^2 (75%). Der mittlere Basaldurchmesser betrug 9 mm. Neben den Seepocken befanden sich auf fast allen Tonnen *Membranipora-crustulenta*-Kolonien. Den stärksten Befall mit 80% hatte die Tonne Vilm V, die übrigen wiesen einige Kolonien von 25 cm ϕ auf. *Laomedea* bildete nahezu an allen Tonnen lockere Bestände, lediglich an 4 Seezeichen hatte sie sich nicht festgeheftet. *Mytilus* war an allen Tonnen in etwa gleicher Intensität von 10 bis 15 Individuen/dm^2 vertreten. Die Begleitfauna bildeten *Gammarus locusta* L., *Leptocheirus pilosus* Zaddach, *Corophium volutator* Pallas, *Sphaeroma rugicauda* und *Sph. hookeri* Leach und *Idothea viridis* Slabber.

Auf welche Weise die Besiedlung der Tonnen mit *B. improvisus* erfolgt, ist nicht eindeutig zu beantworten. Die Besiedlung der festen Gegenstände im Bodden ist gering, jedoch erscheint die Besiedlung vom Ryck, in dem es zu Massenbesiedlung kommt, nicht wahrscheinlich.

Bemerkenswert ist das Vorkommen von *Cordylophora caspia* an den Seezeichen des Greifswalder Boddens, zumal sie von STAMMER und SEIFFERT nicht aufgeführt wurde. *Cordylophora* wurde an den Seezeichen gefunden, die östlich der Linie Vilm-Struck gelegen hatten (gestrichelte Linie in Abb. 1). Sie stand in Horsten, deren Durchmesser 20 bis 30 cm und deren Höhe 2 bis 3 cm betrug.

Es war auffällig, daß vorwiegend der obere Teil der Tonnenkörper besiedelt war. Diese Siedlungsweise sowie das Vorkommen östlich der Linie Vilm-Struck kann durch den Einfluß des Peenestroms bei südöstlichen Windlagen erklärt werden. Die Planulae werden mit dem schwach brackigen Wasser des Peenestroms, das sich an der Oberfläche über salzhaltigerem Wasser befindet, an die Tonnen transportiert und setzen sich hier an. Die festgesetzten Stadien vertragen augenscheinlich den Wechsel vom salzarmen Peenestromwasser in das salzreichere Boddenwasser nach Umschlagen der Strömung. Der höhere Salzgehalt begrenzt das Vorkommen von *Cordylophora* nicht, zumal diese Art im Nord-Ostsee-Kanal bei einem Salzgehalt von 16‰ und mehr lebt. Sie erreicht in diesem Wasser nach KINNE jedoch nicht ihr Entwicklungsmaximum.

Auf den Seezeichen des Kursweges östlich Rügens bestand der Hauptteil des Bewuchses aus *Mytilus* und *Balanus*. An den Tonnen vor der Nordküste erreichte er jedoch nur geringe Ausmaße. Die Besiedlungsintensität war von Tonne 11 bis Tonne 7 annähernd gleich (Abb. 7). Sie betrug hier 20 bis 25 Seepocken auf einem dm^2 und etwa 10 bis 15% der Tonnenflächen. Ab Seezeichen 7 war eine bedeutende Intensitätssteigerung zu beobachten, die Seezeichen 4 a, b, c und 5 wiesen einen 80%igen Balanidenbesatz auf.

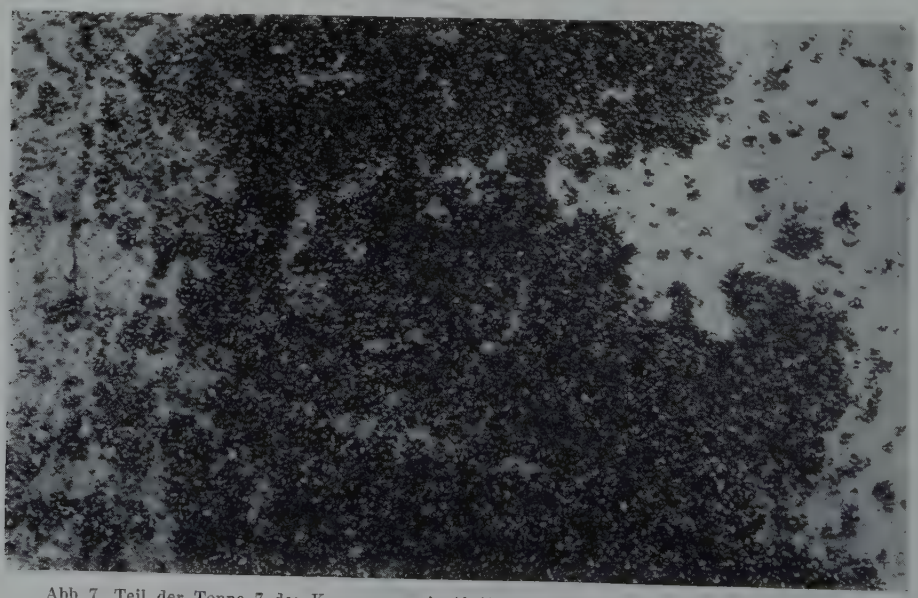


Abb. 7. Teil der Tonne 7 des Kursweges mit 100% Mytilusbesatz. Liegezeit 8 Sommermonate

Die Zunahme der Seepocken auf den Tonnen des Kursweges (Abb. 1) ist möglicherweise auf eine Ostdrift ansatzreifer Larven aus dem Saßnitzer Hafen zurückzuführen, dem die Tonne 5, die besonders stark besiedelt war, am nächsten gelegen ist.

Neben den Balaniden waren an den Tonnen nur Miesmuscheln festzustellen, die etwa 30% der ganzen Tonnenfläche einnahmen. Der Tonnenstiel und das Ruder waren vollständig mit ihnen bewachsen. Es wurden 800 bis 1000 Individuen/dm² gezählt, deren Schalenlänge 5 bis 8 mm betrug (Abb. 8). Der Bewuchs der zweijährig ausgelegten Tonnen der Tromper Wieck entsprach etwa dem der Tonne 6 des Kursweges. Er bestand aus einem dicken *Mytilus*polster. Die maximale Größe der einzelnen Individuen betrug 4 cm. Auch dieses Polster hatte sich auf primärem *Balanus*bewuchs gebildet. Bei einem Vergleich des Ostseetonnenbewuchses mit dem der Nordsee ist zunächst beiden eine erhebliche Artenverminderung gegenüber der übrigen sessilen Fauna gemeinsam. Die allgemeine Artenreduktion im Brackwassergebiet der Ostsee läßt dies besonders auffällig in Erscheinung treten. So bemerkt bereits KIRCHENPAUER 1862, daß die Tonnenfauna artenarm ist. CASPERS stellte an den Tonnen der Helgoländer Umgebung und im Elbeästuar die gleichen Verhältnisse fest. Insgesamt konnten 19 Arten auf den Seezeichen nachgewiesen werden. Dabei muß noch berücksichtigt werden, daß 3 Arten auf das Gebiet des Peenestroms beschränkt blieben, so daß für den größten Abschnitt des Untersuchungsgebietes 16 Arten verblieben, von denen 6 sessil sind. Artenarmut ist ein Zeichen extremen Lebensraumes, zu dem wir die Tonne zu zählen haben. Der Extremfaktor ist die Kürze der Liegezeit, auf Grund derer es nicht allen Tieren „gelungen" ist (CASPERS),

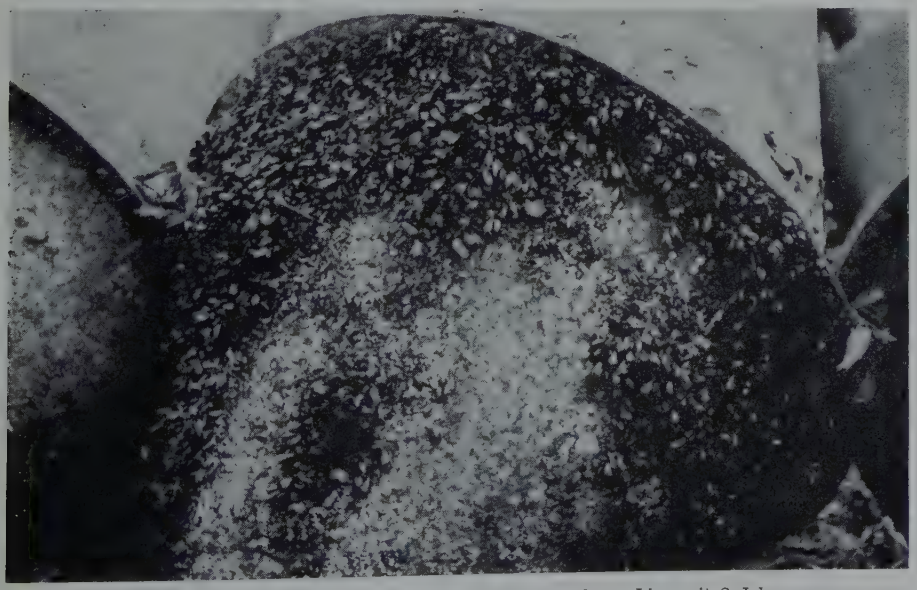


Abb. 8. Tonne aus der Tromper Wiek mit Mytiluspolster. Liegezeit 2 Jahre

die Tonne zu erreichen. In dem Untersuchungsgebiet konnten 3 Arten gefunden werden, die auch von CASPERS 1952 an den Tonnen des Helgoländer Gebietes nachgewiesen wurden. Es sind dies *Mytilus edulis*, *Balanus improvisus* und *Gammarus locusta*, hinzu kommt im Elbeästuar *Cordylophora caspia*.

Dieser geringen Artenzahl stand eine große Individuenzahl einzelner Arten gegenüber, besonders bei *Balanus* und *Mytilus*. Durchschnittlich waren bei uns 100 bis 150 *Bal.*/dm² zu zählen. Diese Besiedlungsdichte wurde an den Helgoländer Seetonnen nicht erreicht, sie betrug hier bis 125 auf 2 dm² Tonnenfläche. Ähnlich ist es mit den Miesmuscheln. Zwar ist in der Nordsee eine höhere Wachstumsintensität dieser Muschel festzustellen, ihre Anzahl pro Flächeneinheit liegt jedoch um die Hälfte tiefer als in unserem Gebiet. Für die geringeren Zahlen sind sicher die größere Entfernung der Uferzone und bei *Balanus* der größere Abstand zu den Häfen verantwortlich zu machen. Je größer die Entfernung von der Küste, desto geringer ist der Anteil der Larven dieser im Plankton. Auf den Tonnen des Kursweges deutete sich die Abnahme der Individuenzahlen bei *Balanus* an.

Als weitere Gemeinsamkeit wäre herauszustellen, daß abgesehen vom innersten Peenestrom der Bewuchs auch hier bei mehrjähriger Liegezeit einem *Mytilus*klimaxstadium zustrebt, das genau wie in der Nordsee durch frühzeitiges Auswechseln der Tonnen nicht erreicht werden kann. Auch das Massenauftreten von *Cordylophora* in der mixo-oligohalinen Zone ist beiden Gebieten gemeinsam.

Der auffälligste Unterschied zwischen beiden Lebensgemeinschaften besteht darin, daß die Ostseetonnen im Gegensatz zu Nordseetonnen in hydrographisch gleichen Räumen qualitativ und quantitativ einheitlich besiedelt sind. Unterschiede in der Besiedlung zeigen Veränderungen hydrographischer Faktoren. Dagegen können dicht beieinanderliegende Tonnen der Nordsee nach Angaben CASPERS (1952) sehr verschiedenartig besiedelt sein.

So konnte er an den Helgoländer Seetonnen beobachten, daß die Artenzusammensetzung an Haupt- und Nebentonne gänzlich voneinander verschieden waren, obwohl sie zu gleicher Zeit ausgelegt worden waren. CASPERS begründet diese Erscheinung mit engbegrenzten Larvenballungen im Plankton, worauf er auch die Fleckenbildung an den einzelnen Tonnen zurückführt. Er weist jedoch darauf hin, daß für diese Vermutung jeglicher Beweis aus der Planktonforschung fehlt. Die unterschiedliche Besiedlung nahe beieinanderliegender Tonnen im Elbeästuar (1958) wird von ihm auf ein geringeres Larvenangebot und allgemein ungünstigere Verhältnisse (geringer Salzgehalt) zurückgeführt, die sich besonders an ökologischen Verbreitungsgrenzen zeigen.

Schrifttum

BETH, K.: Der Algenbewuchs an Helgoländer Seetonnen. Helgol. wiss. Meeresunters. 4 (1952) 239—254.

CASPERS, H.: Der tierische Bewuchs an Helgoländer Seetonnen. Helgol. wiss. Meeresunters. 4, H. 2 (1952) 138—160.

— Biologische Untersuchungen über die Lebensräume der Unterelbe und des Vormündungsgebietes der Nordsee. Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg **23** (1953) 76—85.

— Biologie der Brackwasserzonen im Elbeästuar. Verh. int. Ver. Limnol. **13** (1958) 687—698.

— Die Einteilung der Brackwasser-Regionen in einem Aestuar. Estratto dall' Archivio di Oceanografia e Limnologia, Volume XI — Supplemento (1959) 153—169.

Kirchenpauer, G. H.: Die Seetonnen der Elbemündung. Abh. a. d. Gebiete d. Naturw., herausg. v. Naturwiss. Ver. Hamburg **4** (1862) 1—59.

Neu, W.: Das Vorkommen von Balanus improvisus Darwin auf Helgoländer Seetonnen. Zool. Anz. **99** (1932) 143—149.

Neuhaus, E.: Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässer. Zeitschr. f. Fischerei **31** (1933) 427—489.

Seifert, R.: Die Bodenfauna des Greifswalder Boddens. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere **34**, H. 2 (1938) 221—271.

Stammer, H. J.: Die Fauna der Ryckmündung, eine Brackwasserstudie. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere **11** (1928) 36—101.

Thomaschky, H.: Biologische Untersuchungen an Seetonnen des Ostmecklenburgischen Küstengebietes. Staatsexamensarbeit an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald (1959) (unveröffentlicht).

Villwock, W.: Über Wuchs- und Bewuchsformtypen bei Balaniden, insbesondere bei Balanus improvisus Darwin als Tonnenbesiedler im Ems-Mündungsgebiet. Zool. Anz., H. 11/12 (1960) 422—432.

Department of Zoology, Kanya Kubja College, Lucknow, India

On *Stephanoprora nigerica* sp. nov., with a brief review of the genus *Stephanoprora* Odhner 1902 (Trematoda: Echinostomatidae)[1]

By

Ramesh Gupta[2]

With 3 figures

(Received 22th May 1962)

Several specimens of an interesting echinostome fluke were collected by the author from the small intestine of a Little Cormorant, *Phalacrocorax niger* (Vieillot), shot at the outskirts of Anupshahr in the State of Uttar Pradesh in India. On careful examination this fluke was found to be a new species of the echinostome genus *Stephanoprora* Odhner 1902. A detailed description of this echinostome together with a brief review of the genus *Stephanoprora* Odhner forms the subject matter of the present paper.

[1] Part of the thesis approved by the Lucknow University for the award of the degree of Doctor of Philosophy.

[2] R. Gupta, Department of Zoology, Kanya Kubja College, Lucknow, India.

Stephanoprora nigerica sp. nov.

The body (fig. 1) is elongated with a narrow anterior and a bluntly pointed posterior extremity. It measures 2.683 to 4.010 mm. in length and 0.459 to 0.551 mm. in breadth at the level of the testes. The anterior half of the body is spinose. The spines are thickly set anteriorly, but become sparse behind the level of the intestinal bifurcation. These spines measure 0.015 to 0.021 mm. × 0.003 to 0.004 mm.

The cephalic collar (fig. 2) is well developed with a large ventral gap and measures 0.280 to 0.295 mm. in width. It bears twenty-two spines arranged in a single, dorsally broken row; the dorsal chasma being slightly less than the breadth of the oral sucker. The collar spines measure 0.041 to 0.049 mm. × 0.005 to 0.007 mm.

The suckers are weakly developed. The terminal oral sucker measures 0.059 to 0.109 mm. × 0.056 to 0.102 mm. The ventral sucker is situated in posterior region of the anterior third of body and measures 0.180 to 0.218 mm. × 0.164 to 0.233 mm.

The mouth leads into a short prepharynx which is 0.045 to 0.061 mm. long. The pharynx is longitudinally oval and measures 0.065 to 0.090 mm. × 0.047 to 0.063 mm. The oesophagus is 0.341 to 0.594 mm. long. The intestinal caeca reach almost upto the posterior end of the body. Behind the testes. they are obscured by the dense vitelline follicles.

The testes are tandem, contiguous, and situated in middle region of the body. They appear pear-shaped. The posterior testis is distinctly larger than the anterior one in all specimens. The anterior testis measures 0.255 to 0.368 mm. × 0.306 to 0.454 mm., whereas the posterior one measures 0.419 to 0.551 mm. × 0.282 to 0.436 mm. The elongated and saccular cirrus sac (fig. 3) measures 0.198 to 0.326 mm. × 0.108 to 0.135 mm. It extends posteriorly almost upto the middle level of the ventral sucker and encloses a large seminal vesicle, a weakly developed pars prostatica, and a short ductus ejaculatorius. The seminal vesicle is bipartite with proximal part being much larger than the distal part. The common genital pore is median or submedian and situated behind the intestinal bifurcation.

The ovary (figs. 1 and 3) is median or slightly dextral, subglobular, and measures 0.113 to 0.141 mm. in diameter. The vitellaria are composed of follicles of medium size and extend laterally from the level of anterior border of the posterior testis upto the posterior end of body (fig. 1). In the post-testicular region of the body, the follicles of the two sides tend to merge together. The two vitelline ducts run forwards and meet behind the ootype to form a small vitelline reservoir (fig. 3). The Mehlis' gland is intercalated between the ovary and the anterior testis. A receptaculum seminis is absent, but sperms are visible in the initial part of the uterus which thus forms a receptaculum seminis uterinum (fig. 3). The uterus is short, consisting of two to four transverse coils, occupying the space between the ventral sucker and the testes. Only a few eggs (two to eight) are present in the uterus. They are

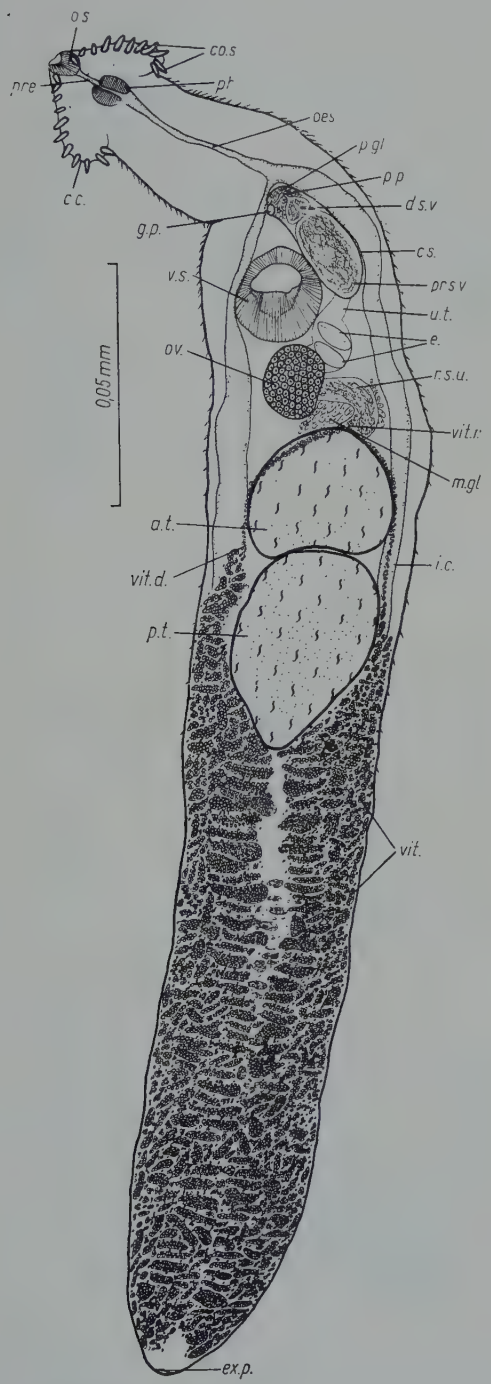


Fig. 1. *Stephanoprora nigerica* sp. nov.; type specimen from ventral view

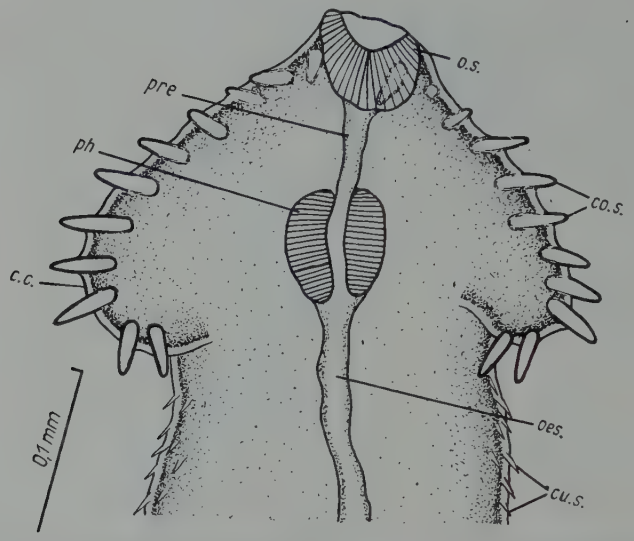


Fig. 2. *Stephanoprora nigerica* sp. nov.: anterior end of type specimen enlarged (ventral view)

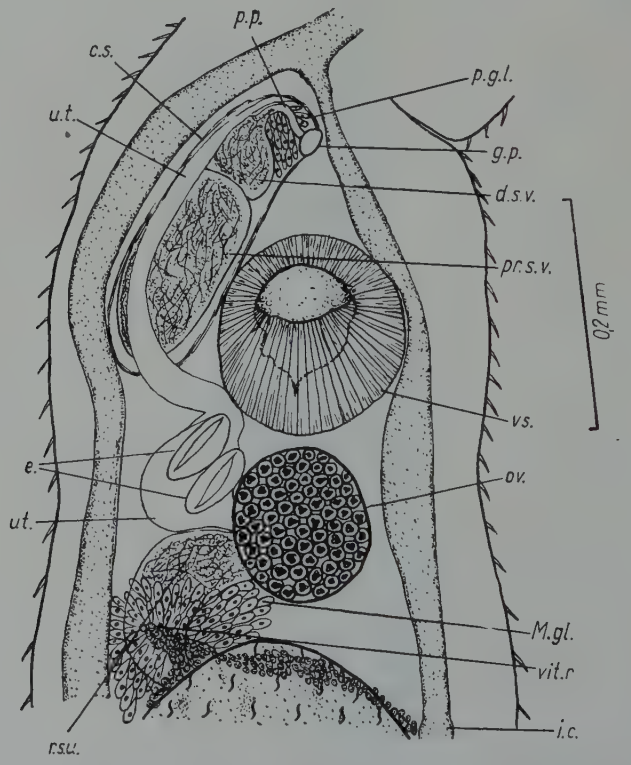


Fig. 3. *Stephanoprora nigerica* sp. nov.; a part of type specimen enlarged to show cirrus sac, ovary, uterus, and ootype complex (dorsal view)

oval, light yellow, and operculate. They measure 0.0679 to 0.0765 mm. × 0.0501 to 0.0549 mm.

The excretory pore is terminal. Details of the excretory system could not be worked out as the specimens were collected in the field.

Discussion

Of all the species of the genus *Stephanoprora* Odhner 1902, the present form closely resembles *S. polycestus* Dietz 1909, *S. merulae* Yamaguti 1933, and *S. magniovata* Yamaguti 1939. It can, however, be clearly distinguished from these species by the smaller size of its eggs. It further differs from *S. polycestus* in the absence of a true receptaculum seminis, and from *S. merulae* in having its posterior testis larger than the anterior one. From *S. magniovata* the present form can be further distinguished by the absence of a muscular metraterm, and by its short uterus containing a few eggs.

Evidently, the present form is a new species of the genus *Stephanoprora*, and the name *Stephanoprora nigerica* is proposed for it.

A brief review of the genus *Stephanoprora* Odhner 1902

Odhner (1902) established the genus *Stephanoprora* with *Stephanoprora ornata* as the genotype for an echinostome parasite of a Crocodile, *Crocodilus niloticus*, and he characterized the genus chiefly by the presence of, besides the usual collar spines, an armature of small triangular spines at the cephalic end of the body. Dietz (1909), being ignorant of Odhner's genus *Stephanoprora*, created two new genera viz., *Mesorchis* and *Monilifer*, in which the vitellaria are distributed in the same way as they are in the genus *Stephanoprora*. Dietz (1909) distinguished his genera *Mesorchis* and *Monilifer* from each other by the following characters:

1. Body long in *Mesorchis*, but short and compact in *Monilifer*.
2. Testes equatorial in position and longitudinally oval in *Mesorchis*, but post-equatorial and transversely oval in *Monilifer*.
3. Vitelline follicles not confluent behind the testes in *Mesorchis*, but confluent in *Monilifer*.

Odhner (1911) did not recognize the aforementioned characters to be of sufficient importance to retain the genera *Mesorchis* and *Monilifer*. Consequently, he synonymised both *Mesorchis* and *Monilifer* with his previously established genus *Stephanoprora*, to which these genera bear a strong resemblance. Further, he redefined the genus *Stephanoprora* and characterised it mainly by its vitellaria extending back from the level of testes, and attached only a specific value to the armature of small spines found at the anterior end of the body. Subsequently, authors like Travassos (1922), Bhalerao (1926), Yamaguti (1933, 1939), Beaver (1936), Yamashita (1938), Lal (1939), Mendheim (1943), and Dawes (1946) followed Odhner (1911) in regarding *Mesorchis* and *Monilifer* as synonyms of *Stephanoprora* Odhner 1902, but others like Lutz (1924), Issaitschikow (1924), Asada

(1926), Kurova (1927), Linton (1928), and Verma (1936) regarded *Mesorchis* and *Monilifer* as valid genera. Strangely Baschkirova (1941) took a different stand. She recognized *Mesorchis* as a valid genus but reduced *Monilifer* to the rank of a subgenus under the genus *Echinochasmus* Dietz 1909, and retained *Stephanoprora* exclusively for the genotype *S. ornata* Odhner 1902, transferring its other species to the genus *Mesorchis*. She attached, as originally done by Odhner in 1902, a generic importance to the cuticular spines present at the anterior end of the body in *Stephanoprora ornata*. Skrjabin (1944) accepted Baschkirova's view. Both Baschkirova and Skrjabin maintained this view even in the more recent publication (1956), "Trematodes of Man and Animals" (Principles of Trematodology).

Chatterji (1954) accepted *Mesorchis* and *Monilifer* as synonyms of *Stephanoprora*, but it is surprising that he reduced *Stephanoprora* to the rank of a subgenus under *Echinochasmus*, as the difference in the extent of the vitellaria in the genera *Stephanoprora* and *Echinochasmus* is, in his opinion, not of a generic importance.

Yamaguti (1958), in his "Systema Helminthum", discarded the view taken by Baschkirova und Skrjabin (1956). He partly accepted Odhner's view, since he regarded *Mesorchis* as a synonym of *Stephanoprora*, but differed in maintaining *Monilifer* as a valid genus on the basis of different shape of body and testes. Further, he dropped the genus *Sobolovistoma* Sudarikov 1950 in synonymity with *Stephanoprora*. Sudarikov (1950) had created the genus *Sobolovistoma* with *S. graciosa* as the genotype, and characterised it chiefly by the presence of a "proadoral disc" in place of the usual cephalic collar of echinostomes.

The present writer fully agrees with Odhner (1911) and subsequent workers like Travassos (1922), Bhalerao (1926), Yamaguti (1933, 1939), Beaver (1936), Yamashita (1938), Lal (1939), Mendheim (1943), and Dawes (1946) in regarding *Mesorchis* and *Monilifer* as synonyms of *Stephanoprora*. The shape of the body and of the testes, and the confluent nature of the vitellaria in post-testicular region, which workers like Dietz (1909), Lutz (1924), Issaitschikow (1924), Asada (1926), Kurova (1927), Linton (1928) etc., took into consideration to distinguish these genera, are, in the opinion of the present writer, merely of specific importance. The writer is in full agreement with Yamaguti (1958) in considering *Sobolovistoma* as a synonym of the genus *Stephanoprora* because, as far as the writer has been able to judge from the account of *Sobolovistoma graciosa*, the so-called "proadoral disc" of Sudarikov (1950) is the usual cephalic collar of echinostomes. The writer does, however, not agree with Chatterji (1954) in reducing *Stephanoprora* to the rank of a subgenus under *Echinochasmus*. The extension of vitellaria from the region of the testes in the genus *Stephanoprora* and from the region of the ventral sucker in *Echinochasmus*, forms important landmarks to distinguish these genera from each other. Further, the writer does not concur with the view of Baschkirova (1941) to restrict the genus *Stephanoprora* only for the type species *S. ornata*, as the special spines, pre-

sent at the cephalic end of the body in this species, afford a feature only of a specific importance. It may be remarked here that ODHNER originally (1902) used this feature for creating the genus *Stephanoprora,* but later (1911) he himself assigned it only a specific value, realizing the overemphasis that he had previously laid upon it.

In the light of the foregoing discussions, the following species described under the genera *Mesorchis* Dietz 1909, *Monilifer* Dietz 1909, *Sobolovistoma* Sudarikov 1950 should be included in the genus *Stephanoprora* Odhner 1902:

1. *Mesorchis pseudoechinatus* (Olsson 1876) Dietz 1909
2. *M. denticulatus* (Rudolphi 1802) Dietz 1909
3. *M. pendulus* (Looss 1899) Dietz 1909
4. *M. polycestus* Dietz 1909
5. *M. conciliatus* Dietz 1909
6. *M. singularis* Lutz 1924
7. *M. denticulatoidus* Issaitschikow 1924
8. *M. ozakii* Asada 1926
9. *M. microtestius* Kurova 1927
10. *M. pennanti* Verma 1936
11. *M. kasachi* Baschkirova 1941
12. *M. skrjabini* Dozenko 1954
13. *Monilifer spinulosus* (Rudolphi 1809) Dietz 1909
14. *Sobolovistoma gracioša* Sudarikov 1950

A discussion on the validity of certain species of the genus *Stephanoprora* Odhner 1902

ODHNER (1911) regarded *Stephanoprora spinulosus* (Rudolphi 1809), *S. pseudoechinatus* (Olsson 1876), and *S. polycestus* (Dietz 1909) as synonyms of *S. denticulatus* (Rudolphi 1802) on account of the great variations shown by *S. denticulatus.* No subsequent worker till 1936 seems to have paid any attention to ODHNER's view regarding the synonymity of these three species with *S. denticulatus.* In 1936 BEAVER agreed with ODHNER in regarding *S. spinulosus* and *S. pseudoechinatus* as synonyms of *S. denticulatus,* but he regarded *S. polycestus* as a valid species. Furthermore, he merged *S. reynoldi* Bhalerao 1926, *S. merulae* Yamaguti 1933, and *S. denticulatoidus* (Issaitschikow 1924) as synonyms of *S. polycestus.*

SKRJABIN and BASCHKIROVA (1956) considered *S. spinulosus, S. pseudoechinatus, S. reynoldi, S. merulae* as valid species, but they regarded *S. polycestus* as a synonym of *S. pseudoechinatus.* They, however, made no reference to *S. denticulatoidus.* Further, they transferred *S. spinosum* (Dietz 1909 nec Rudolphi 1809) Odhner, 1911 to the genus *Echinochasmus* Dietz 1909. YAMAGUTI (1958), in his "Systema Helminthum", listed the above forms amongst the valid species.

Beaver's (1936) conclusions regarding the validity of *S. polycestus* were based, not on a re-examination of the original specimens of Dietz (1909), but on specimens collected by him from a crow (*Corvus brachyrhynchus brachyrhynchus*) and erroneously identified as *S. polycestus*. These specimens obtained by Beaver from the crow differ in several features from the original specimens of *S. polycestus* as described by Dietz (1909). These features are:

1. The collar spines in Beaver's specimens are all arranged in a single row, whereas in the specimens of *S. polycestus* described by Dietz, four ventralmost collar spines on each side are alternately arranged.

2. A true receptaculum seminis is absent in Beaver's specimens, whereas it is present in *S. polycestus* of Dietz.

3. A uroproct is present in Beaver's specimens, whereas it is absent in the original specimens of *S. polycestus*.

4. The ventral sucker in Beaver's specimens is almost double the size of the oral sucker, whereas in the original specimens of *S. polycestus*, the suckers are roughly equal.

In view of these differences between the specimens described by Beaver from the crow and the original specimens of *S. polycestus* as described by Dietz (1909), the writer considers the specimens described by Beaver to be a different form. The writer proposes to create a new genus, *Beaverostomum*, for this form on account of the presence in it of a uroproct, which is a unique feature amongst the members of the subfamily Echinochasminae Odhner (1911).

The writer considers *S. polycestus* (Dietz 1909) a valid species and not a synonym of *S. denticulatus* as regarded by Odhner (1911), or of *S. pseudoechinatus* as regarded by Skrjabin and Baschkirova (1956). *S. polycestus* is distinguished from all species except *S. reynoldi* Bhalerao 1926 by its true receptaculum seminis. From *S. reynoldi*, it can be distinguished by the extent of its cirrus sac, by position of its testes, by its pharynx being larger than oral sucker, and lastly by the different ratio of the sizes of its suckers. The present writer further differs from Odhner (1911) and Beaver (1936) in regarding *S. pseudoechinatus* a valid species and not a synonym of *S. denticulatus*, as in the former, the pharynx is smaller than the oral sucker, the ratio between the two suckers is 1 : 3, and the cirrus sac extends upto the middle of the ventral sucker, whereas in the latter (*S. denticulatus*), the pharynx is larger than the oral sucker, the ratio between the two suckers is 1 : 2, and the cirrus sac is almost entirely in front of the ventral sucker. Further, the writer is not prepared to accept *S. spinulosus* as a synonym of *S. denticulatus*, because the former differs greatly from the latter in the different shape of its body and of genital organs [characters which led Dietz (1909) to establish the genus *Monilifer* for this species]. The writer agrees with Skrjabin and Baschkirova (1956) in considering *S. reynoldi* and *S. merulae* as valid species. In the opinion of the writer *S. denticulatoidus* (Issaitschikow 1924) shoud be retained as a valid species.

The transfer of *S. spinosum* (Dietz 1909 nec Rudolphi 1809) Odhner 1911 to *Echinochasmus* by Skrjabin and Baschkirova (1956) is uncalled for in view of the extension of vitellaria from the testicular region in this form.

Baschkirova (1941) transferred the species *Echinostoma jacaretinga* Freitas and Lent 1938 to the genus *Allechinostoma* Dietz 1909 without proper discussion on the point. Yamaguti (1958), on the other hand, placed it under the genus *Stephanoprora*. The present writer agrees with Yamaguti in this, as the papilla-like projection, through which the male genital duct opens into the genital sinus in the genus *Allechinostoma*, is absent in this form, and the vitellaria extend in this form from the testicular zone as it is in *Stephanoprora*.

The genus *Stephanoprora* Odhner 1902, according to the present writer, includes the following twenty-seven species:

1. *Stephanoprora ornata* Odhner 1902
2. *S. pseudoechinatus* (Olsson 1876) Odhner 1911
3. *S. denticulatus* (Rudolphi 1802) Odhner 1911
4. *S. pendulus* (Looss 1899) Odhner 1911
5. *S. polycestus* (Dietz 1909) Odhner 1911
6. *S. conciliatus* (Dietz 1909) Odhner 1911
7. *S. spinulosus* (Rudolphi 1809) Odhner 1911
8. *S. spinosum* (Dietz 1909 nec Rudolphi 1809) Odhner 1911 (Syn. *S. gilberti* Ward 1917)
9. *S. anomala* Travassos 1922
10. *S. reynoldi* Bhalerao 1926
11. *S. merulae* Yamaguti 1933
12. *S. singularis* (Lutz 1924) Beaver 1936
13. *S. denticulatoidus* (Issaitschikow 1924) Beaver 1936
14. *S. ozakii* (Asada 1926) Beaver 1936
15. *S. microtestius* (Kurova 1927) Beaver 1936
16. *S. mergi* Cannon 1938
17. *S. magniovata* Yamaguti 1939
18. *S. fusca* Lal 1939
19. *S. pennanti* (Verma 1936) Mendheim 1940
20. *S. gracilis* Mendheim 1940
21. *S. pseudodenticulata* Mendheim 1940
22. *S. kasachi* (Baschkirova 1941) Yamaguti 1958
23. *S. skrjabini* (Dozenko 1954) Yamaguti 1958
24. *S. graciosa* (Sudarikov 1950) Yamaguti 1958
25. *S. jacaretinga* (Freitas and Lent 1938) Yamaguti 1958
26. *S. gigantica* sp. nov. (in press)
27. *S. nigerica* sp. nov.

A key to the species of the genus *Stephanoprora* Odhner 1902[2]

1. Cephalic collar feebly developed and armed with 4 or 5 small spines on each side	*S. anomala* Travassos 1922.
Cephalic collar well developed and armed with 16 to 26 spines	2.
2. Collar spines 16	*S. graciosa* (Sudarikov 1950) Yamaguti 1958.
Collar spines more than 16	3.
3. Collar spines 26	*S. ornata* Odhner 1902.
Collar spines less than 26	4.
4. Collar spines 24	*S. kasachi* (Baschkirova 1941) Yamaguti 1958.
Collar spines 22	5.
5. Body exceedingly long (about 25 mm. long). Ovary trilobed	*S. gigantica* sp. nov. (in press).
Body upto about 10 mm. long. Ovary entire	6.
6. Ventral sucker wider than body width	*S. singularis* (Lutz 1924) Beaver 1936.
Ventral sucker not wider than body width ..	7.
7. Collar spines arranged in two alternating rows	*S. pendulus* (Looss 1899) Odhner 1911.
Collar spines not arranged in two alternating rows	8.
8. Receptaculum seminis present	9.
Receptaculum seminis absent	10.
9. Pharynx larger than oral sucker. Oesophagus long	*S. polycestus* (Dietz 1909) Odhner 1911.
Pharynx smaller than oral sucker. Oesophagus short	*S. reynoldi* Bhalerao 1926
10. Eggs larger than ovary	11.
Eggs smaller than ovary	12.
11. Pharynx larger than oral sucker. Testes transversely oval	*S. mergi* Cannon 1938.

[2] The species *S. ozakii* (Asada 1926) Beaver 1936 and *S. denticulatoidus* (Issaitschikow (1924) Beaver 1936 are not included in the above key, as the original accounts of these species were not available to the writer.

Pharynx smaller than oral sucker. Testes longitudinally oval	*S. gracilis* Mendheim 1940.
12. Testes small with crenated margins	*S. microtestius* (Kurova 1927) Beaver 1936.
Testes large with entire margins	13.
13. Ventral sucker about 5 times larger than oral sucker	*S. pennanti* (Verma 1936) Mendheim 1940.
Ventral sucker not more than 3 times larger than oral sucker	14.
14. Muscular metraterm present	*S. magniovata* Yamaguti 1939.
Muscular metraterm absent	15.
15. Testes spherical. Vitellaria confluent behind testes	*S. pseudodenticulata* Mendheim 1940.
Testes not spherical. Vitellaria nonconfluent behind testes	16.
16. Testes transversely oval or elliptical	17.
Testes longitudinally oval or elliptical	18.
17. Body plump. Collar reniform	*S. spinulosus* (Rudolphi 1809) Odhner 1911.
Body elongated. Collar triangular	*S. spinosum* (Dietz 1909) Odhner 1911.
18. A few vitelline follicles enter into the region of ovary	*S. jacaretinga* (Freitas and Lent 1938) Yamaguti 1958.
Vitelline follicles do not enter into the region of ovary	19.
19. Cirrus sac in front of ventral sucker	20.
Cirrus sac overlapping ventral sucker	21.
20. Pharynx larger than oral sucker. Eggs few and large	*S. denticulatus* (Rudolphi 1802) Odhner 1911.
Pharynx smaller than oral sucker. Eggs numerous and small	*S. skrjabini* (Dozenko 1954) Yamaguti 1958.
21. Vitelline follicles do not enter into the testicular region. Eggs numerous and small	*S. pseudoechinatus* (Olsson 1876) Odhner 1911.

Vitelline follicles enter into the testicular region. Eggs few and large	22.
22. Two small "endgroup" collar spines present. Prepharynx extremely short	*S. conciliatus* (Dietz 1909) Odhner 1911.
No "endgroup" collar spines present. Prepharynx long	23.
23. Testes unequal. Ovary situated just behind ventral sucker. Uterus extremely short ..	*S. nigerica* sp. nov.
Testes almost equal. Ovary far behind ventral sucker. Uterus long	24.
24. Testes equatorial. Eggs numerous and small	*S. fusca* Lal 1939.
Testes post-equatorial. Eggs few and large	*S. merulae* Yamaguti 1933.

A remark on the taxonomic position of the genus *Stephanoprora* Odhner 1911

Odhner (1911) placed the genus *Stephanoprora* Odhner 1902 under the subfamily Echinochasminae which he established to include echinostome genera characterised by the following features:

1. Cirrus sac is pear-shaped and does not extend behind the middle of the ventral sucker.

2. Seminal vesicle is bipartite.

3. Collar spines are arranged in a dorsally interrupted row of 20 to 26 spines.

Sudarikov (1950), while he followed Baschkirova (1941) in retaining the genus *Stephanoprora* Odhner 1902 only for the type species *S. ornata* Odhner 1902, transferred this genus to the subfamily Allechinostomatinae which he newly established with *Allechinostomum* Odhner 1911 as the type genus. The subfamily Allechinostomatinae was based chiefly on the presence of a "proadoral disc". As no such structure is found in *Stephanoprora*, the transference of this genus to the subfamily Allechinostomatinae is unjustified. Hence the author retains the genus *Stephanoprora* under the subfamily Echinochasminae Odhner 1911.

Beaverostomum brachyrhynchus gen. nov., sp. nov.

As discussed in the preceding pages (page 124), the writer proposes to create a new genus, *Beaverostomum*, with *Beaverostomum brachyrhynchus* as the genotype, for the echinostome parasite collected by Beaver (1936) from a crow (*Corvus brachyrhynchus brachyrhynchus*) and erroneously identified by him as *Stephanoprora polycestus* (Dietz 1909) Odhner 1902. A brief diagnosis of this new genus is given below.

Diagnosis of the genus *Beaverostomum* gen. nov.

Echinostomatidae; Echinochasminae: Body elongated. Cephalic collar well developed with spines arranged in a single, dorsally interrupted row. Suckers well developed; ventral sucker larger than oral sucker. A uroproct is present. Prepharynx short. Pharynx and oesophagus well developed. Intestinal caeca open into the uroproct. Testes entire, tandem, and situated in the middle region of the body. Cirrus sac small, pear-shaped, located behind the oesophageal bifurcation, and extends upto the acetabular region. It encloses a bipartite seminal vesicle, pars prostatica, and ejaculatory duct. Genital pore median, and located just behind the oesophageal bifurcation. Ovary pretesticular. Uterine coils confined to the pre-testicular region. Vitellaria exend behind from the level of the testes. Excretory vesicle Y-shaped and opens into the uroproct. Parasites of birds.

Type species: *Beaverostomum brachyrhynchus* gen. nov., sp. nov.

Acknowledgements

The author wishes to express his sincere thanks to Prof. M. B. Lal and to Dr. S. C. Baugh of Lucknow University for their guidance.

References

(Those marked with an asterisk were not consulted in original)

*Asada, J.: On a new echinostomatid trematode and its life history. Trans. Jap. Pathol. Soc. **16** (1926) 293—294.

Baschkirova, E. I.: Echinostomatidae of Russian birds with a survey of their development cycle. Trudy Baschkir. Vet. Stants **3** (1941) 243—300.

Beaver, P. C.: Notes on *Stephanoprora polycestus* (Dietz) from the American Crow. Trans. Illinois State Acad. Sci. **29** (1936) 247—250.

Bhalerao, G. D.: The trematodes of *Corvus insolens* (a Burmese House-crow), with a description of four new species. Parasitology **18** (1926) 387—398.

Cannon, D. G.: Some trematode parasites of ducks and geese in Eastern Canada. Can. Jour. Res. **16** (1938) Sect. D 268—280.

Chatterji, P. N.: On a new species of *Echinochasmus* from the intestine of a dog. Ind. Jour. Helminthol. **7** (1954) 1—6.

Dawes, B.: The Trematoda, with special reference to British and other European forms. Cambridge University Press (1946).

Dietz, E.: Die Echinostomiden der Vögel. Zool. Anz. **34** (1909) 180—192.

— Die Echinostomiden der Vögel. Zool. Jahrb., Suppl. **12** (1910) 256—512.

Dozenko, T. K.: Parasitic worms of domestic birds in Premore Land and the biology of *Cheilospirura hamulosa*. Author's dissertation. Trudy Helminthol. Lab. **7** (1954) 382—383.

Freitas, J. F. T., and H. Lent: Pesquisas helminthologicas realisadas no Estado do para II. Dois novas trematodeos de *Caiman scleiropus* Gray. Mem. Inst. Osw. Cruz. **33** (1938) 53—56.

Gupta, R.: Studies on Trematode Parasites of Indian birds II. On *Stephanoprora gigantica* sp. nov., from the Black-necked Stork, *Xenorhynchus asiaticus* (Latham) (in press).

*Issaitschikow, I. M.: *Mesorchis denticulatoidus* sp. nov., in dog, Crimea. Uchen. Trudy Sibirsk. Vet. Inst. **6** (1924) 40—42.

Kurova, O. A.: Contribution a la connaissance des trematodes (Fam. Echinostomidae) des oiseaux du Turkestan. Exhegodnik Zool. Muz. Akad. Nauk SSSR. **27** (1926) 113—130.

Lal, M. B.: Studies in helminthology. Trematode parasites of birds. Proc. Ind. Acad. Sci. **10** (1939) 111—200.

Linton, E.: Notes on Trematode parasites of Birds. Proc. U. S. Nat. Mus. **73** (1928) 1—36.

Looss, A.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematoden-Fauna Aegyptens. Zool. Jahrb., Syst. **12** (1899) 521—784.

Lutz, A.: Estudo sobre a evolucao dos Endotrematodes brazileiros. Part especial: I. Echinostomidae. Mem. Inst. Osw. Cruz. **17** (1924) 55—73, 75—93.

Mendheim, H.: Beiträge zur Systematik und Biologie der Familie Echinostomatidae (Trematoda). Nova Acta Leopoldina **8** (1940) 489—588.

— Beiträge zur Systematik und Biologie der Familie Echinostomatidae. Arch. f. Naturgesch. **12** (1943) 175—302.

Odhner, T.: Trematoden aus Reptilien nebst allgemeinen systematischen Bemerkungen. Ofversigt at K. Vetenk. Akad. Forh. Stockholm. **59** (1902) 19—45.

— Nordostafrikanische Trematoden größtenteils vom Weißen Nil (von der Schwedischen Zoologischen Expedition gesammelt). Res. Swedish Zool. Exped. Egypt. and White Nile, Part **IV** No. 23 (1911) 1—170.

Poche, F.: Das System der Platodaria. Archiv. f. Naturges. **2** (1925) 1—458.

Skrjabin, K. I.: An analysis of the generic components entering into the composition of three trematode families, Opisthorchidae., Dicrocoelidae and Echinostomatidae. Dokl. Akad. Nauk. USSR. **12** n. s. (1944) 299—301.

— and E. I. Baschkirova: Family Echinostomatidae Dietz, 1909. In Trematodes of Animals and Man. Vol. **12** (1956) 1—932.

Sudarikov, B. E.: On trematode fauna of vertebrates in Middle Volga Provinces. Gelm. Lab. Trudy **3** (1950) 131—141.

Travassos, L.: Informacoes sobre a fauna helminthologica de Matto Grosso. Folha Medica (Rio de Janeiro) **3** (1922) 187—190.

— Informacoes sobre a fauna helminthologica de Matto Grosso. Trematoda II. Mem. Inst. Osw. Cruz. **33** (1938) 461—468.

Verma, S. C.: Notes on trematode parasites of Indian birds. Part I. Allahabad Univ. Stud. **12** (1936) 147—188.

Ward, H. B.: On the structure and classification of North American parasitic worms. Jour. Parasitol. **4** (1917) 1—11.

Yamaguti, S.: Studies on the helminth fauna of Japan. Pt. 1. Trematodes of birds, reptiles, and mammals. Jap. Jour. Zool. **5** (1933) 1—134.

— Studies on the helminth fauna of Japan. Pt. 25. Trematodes of birds, IV. Jap. Jour. Zool. 8 (1939) 129—210.

— The digenetic trematodes of vertebrates in "Systema Helminthum" Vol. I in two parts.

Yamashita, J.: Studies on the Family Echinostomatidae Part. I. Key to the subfamilies and the genera of the family Echinostomatidae. Botany and Zoology **6** (1938) 23—36.

a. t. — anterior testis; c. c. — cephalic collar; c. g. p. — common genital pore; co. s. — collar spines; c. s. — cirrus sac; d. s. v. — distal part of seminal vesicle; e. — eggs; ex. p. — excretory pore; i. c. — intestinal caecum; M. gl. — Mehlis' gland; oes. — oesophagus; o. s. — oral sucker; ov. — ovary; p. gl. — prostatic gland; ph. — pharynx; p. p. — pars prostatica; pre. — prepharynx; pr. s. v. — proximal part of seminal vesicle; p. t. — posterior testis; r. s. u. — receptaculum seminis uterinum; ut. — uterus; vit. — vitelline follicles; vit. d. — vitelline duct; vit. r. — vitelline reservoir; v. s. — ventral sucker.

Department of Zoology, University of Gorakhpur, Gorakhpur, India

Studies on *Scolopendra morsitans* Linn. Part I: External Features and Skeleton

By

G. S. Shukla[1]

Mit 20 Abbildungen

(Eingegangen am 14. August 1962)

Introduction

The centipede, *Scolopendra,* is very common in the plains of India and therefore it is selected as the type for the study of the post graduate students of Zoology. So far no comprehensive work has been done on this animal. Gravely (1912 and 1915), Silvestry (1917 and 1919) and Chamberlain (1922) have worked out the systematics of the group Chilopoda including *Scolopendra collected* from some parts of India. Bücherl (1939) has given a comparative morphological account of the various species of *Scolopendra,* along with other Chilopods. A detailed account of the external features, skeleton and appendicular musculature of *S. morsitans* is presented here.

Material and Methods

The studies are based on both living and preserved specimens. They were collected locally in the vicinity of Gorakhpur (Uttar Pradesh) and were reared in large petridishes covered with fine wire-gauze.

The specimens were preserved in 70% alcohol or in 7% formalin or in a mixture of the two, but the following preservative gave the best results:

1. 7% Formalin ..... 22 volumes
2. Glacial acetic acid ..... 1 volume
3. Glycerine ..... 2 volumes

To study the skeleton, the specimens were kept in 40% KOH for one to two hours, then washed with water, dehydrated, stained with eosin and cleared in cedar wood oil. Sometimes different skeletal parts were mounted in euparol directly after 70% alcohol.

General Characters

The centipede, *Scolopendra morsitans* (fig. 1) measures from 8 to 13 cms. in length. It is dorso-ventrally compressed, the dorsal surface being arched while the ventral is more or less flat. The colour of the animal is variable in correspondance with its natural habitats. The cephalic plate, the antennae, the first segment and the maxillipeds are brownish red; the second segment is greenish yellow; the anterior legs are yellowish while the posterior legs become slightly greenish; and the sterna are yellowish while the pleura are slightly fainter than the sterna.

[1] Dr. G. S. Shukla, Department of Zoology, University of Gorakhpur, Gorakhpur, India.

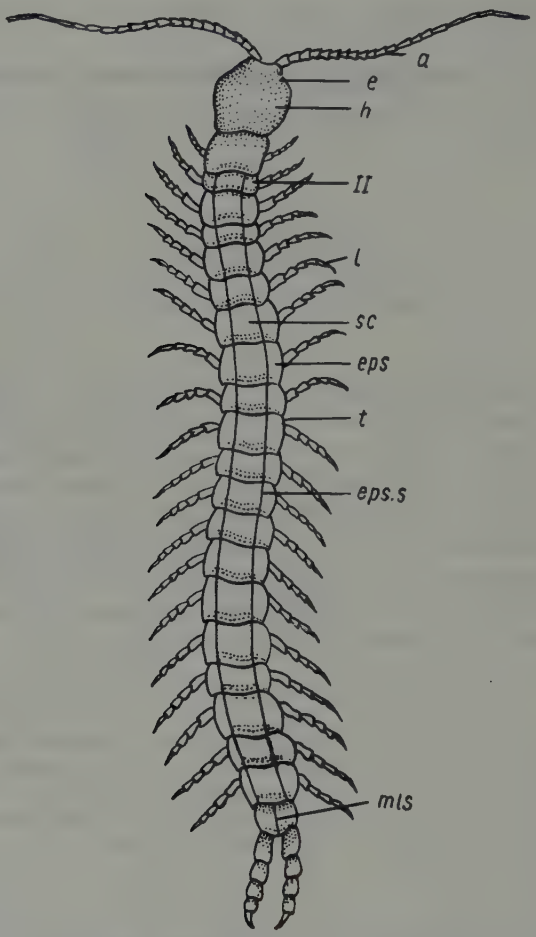


Fig. 1. Dorsal view of entire *Scolopendra morsitans*. a, antenna; e, eye; eps, episcutum; eps. s, episcutal sulcus; h, head; l, leg; mls, median longitudinal sulcus; sc, scutum; t, tergum; II, second tergum

The body wall of the animal is strongly sclerotized and is free from calcareous salts thus is tough and flexible rather than hard and brittle. The body is divisible into two regions, (1) the head and (2) the trunk.

The Head

The head is capsule-like and carries dorsally a pair of antenna, a pair of organ of Tomosvary and four pairs of eyes while ventrally (fig. 2) a pair of mandibles, two pairs of maxillae and a hypopharynx.

The head-shield or cephalite is flat but bears a depression between the antennae. It is believed that the cephalite is formed by the fusion of the tergal elements of the appendages it bears while their sternal plates have disappeared.

The cephalite does not show any segmentation. Posterior to the head appendages lie the maxillipeds.

The pre-antennal portion of the cephalite is sharply bent downwards and then extends ventrally forming the area known as clypeus. Due to this bending the free margin of the cephalite becomes directed posteriorly. The posterior portion of the cephalic plate extends a little over the apparent first tergite.

The clypeus (fig. 3) is a more or less semilunar plate and is divisible into three parts. The median part may be known as the mesozona while the lateral part as the laterozona. The mesozona is a raised up more or less triangular area having a narrow transverse depression at its posterior end and carries on its free posterior margin, the labrum. The laterozona forms a depressed area on the sides of the mesozona. At the posterior outer end of each laterozona lies a sclerite which may be known as mandibular pleurite. Posterior to the mandibular pleurite there is a long narrow ridge having two protuberances which may be known as first and second maxillary pleurites. BÜCHERL (1939) has named the mandibular as secondary and the first and the second maxillary together as the principal while all the three together as cephalic pleurites. However, the names given by me are more suitable as they give an idea of their relationship with the structures articulated to them.

The antennae. The antennae (fig. 1 and 2) are paired and arise close together from the anterior end of the head. Each is articulated on the mesal pivot or antennifer of the cranial wall. They are long, flexible and segmented. The number of the segments varies from 18 to 20 but most of the specimens have 20. The first and the second segments of the antennae are broader than long while the rest of the segments become longer and longer as the distal end is reached. Five to nine segments of the proximal end are without hairs whereas the others are covered with small hairs. The hairs are not arranged in any regular order but remain scattered all over the surface.

The organs of Tomosvary are paired, each one of them is situated between the base of the antenna and the eyes and consists of a small transparent area covered with fine hairs.

The eyes (fig. 1 and 3). There are four eyes in two rows, on each side situated towards the postero-lateral end of the antennal base as black spherical projections. The anterior eye of the dorsal row is situated a little anteriorly to that of the ventral row. Thus the posterior eye of the dorsal row and the anterior eye of the ventral row lie in the same plane one above the other.

The labrum (fig. 3 and 4). The labrum is attached with the clypeus by means of a transparent membrane which is slightly red. It overhangs the mouth opening and is made up of two large lateral plates and a strong black chitinous tooth in between them. The inner end of each plate is black and strong having thick deposits of chitin whereas the outer end is foliaceous while the posterior border is covered with thick growth of bristles which are pointing towards the middle line.

The mandibles (fig. 5). The mandibles are paired, elongated, strongly chitinised and more or less conical structures lying on the under surface of the

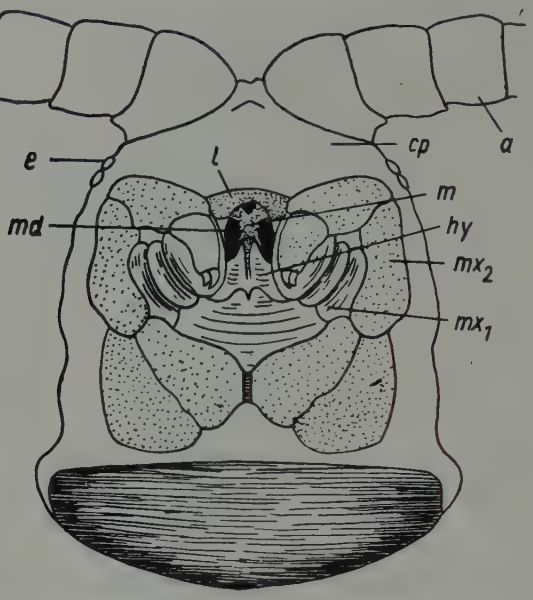


Fig. 2. Ventral view of the head, maxilliped removed. a, antenna; cp, clypeus; e, eye; hy, hypopharynx; m, mouth; md, mandible; mx_1, first maxilla; mx_2, second maxilla

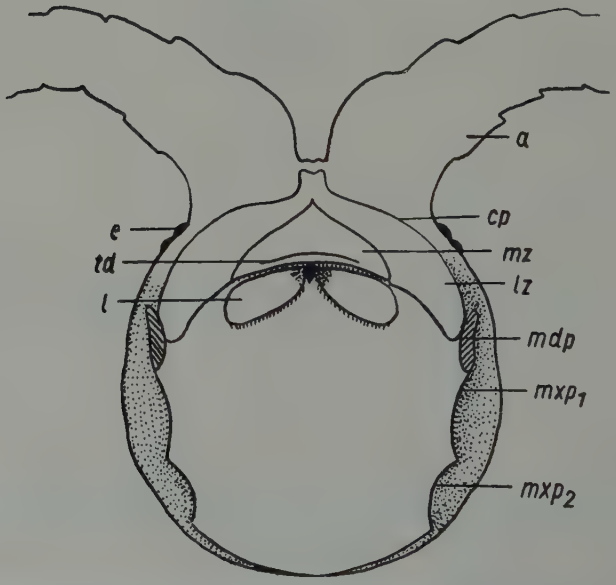


Fig. 3. Ventral view of head, mouth appendages removed. a, antenna; cp, clypeus; e, eye; l, labrum; lz, laterozona; mdp, mandibular pleurite; mxp_1, first maxillary pleurite; mxp_2, second maxillary pleurite; mz, mesozona

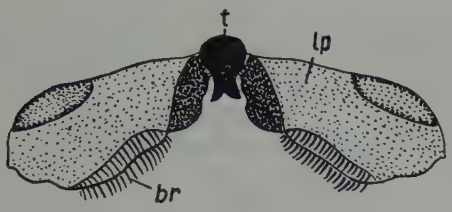


Fig. 4. Labrum, ventral view. br, bristles; lp, lateral plate; t, tooth

head. They are broadened anteriorly and tapering posteriorly. Their anterior ends lie against the sides of the hypopharynx. The middle part of each of them has a *X*-like suture.

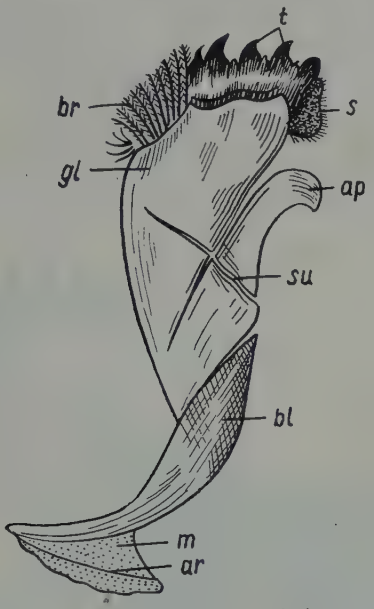


Fig. 5. Left mandible with articular rod, ventral view. ap, articular process; ar, articular rod; bl, basal lobe; br, bristles; gl, gnathal lobe; m, membranes; s, spines; su, suture; t, teeth

Each mandible is distinguishable into two parts, the broad anterior part, the g n a t h a l l o b e and the narrow posterior part, the b a s a l l o b e. The gnathal lobe is provided with bristles, teeth and setae at its anterior end and an articular process at its outer margin posterior to the setae. The bristles are thick and of unequal size forming a brush-like structure at the antero-mesal end of the gnathal lobe. There are four teeth in the left and five in the right mandible. They are borne on a black plate and are unequal, situated on the outer side of the bristles. The largest tooth lies near the brushy end and then they gradually decrease in size, thus the smallest tooth lies near the group of setae. Each tooth is strong and tricuspid, hence made up of three sharp and curved pieces, one median and two lateral. The median piece is larger than the lateral ones. The tricuspid nature is distinctly visible in the

first three teeth but on the remaining only one of the lateral piece is well developed. At the bases of the teeth there is a transverse depression. The setae lie on the outer side of teeth at the antero-lateral margin of the gnathal lobe. They are almost of equal size and remain scattered. The articular process is hook-like and is strongly chitinised particularly at the free end.

The basal lobe is incurved and its posterior end is inflected. The incurved end lies in the depression of the ventro-lateral wall of the head (fig. 3) while the inflected part at the sides of the first maxilla extending posteriorly above the base of the second maxilla.

Each mandible on its antero-lateral side is loosely articulated with the head through its articular process against the depression in the mandibular pleurite of the cephalic plate. Posteriorly it is connected with the margin of the cranium by a delicate articular rod in the membrane that suspends it from the head.

The musculature of the mandible (fig. 6) consists of two sets of muscles the extrinsic arising on the head wall and the intrinsic situated within the mandibles themselves. The extrinsic group of muscles includes two dorsal and two ventral muscles. The first dorsal muscle (1) is large

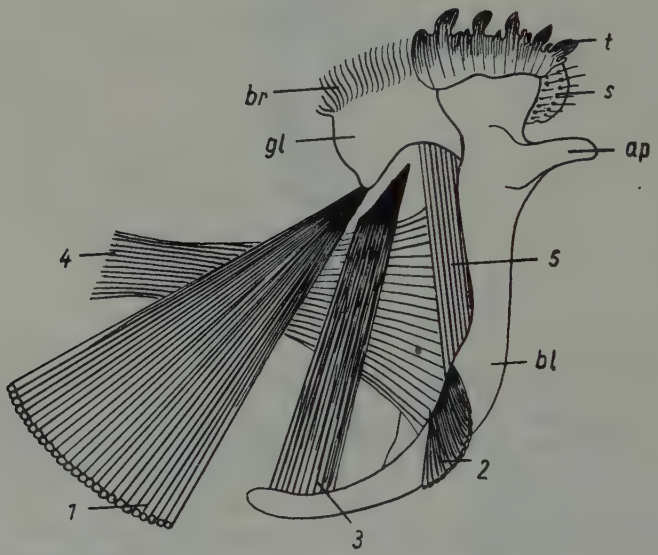


Fig. 6. Musculature of mandible. ap, articular process; bl, basal lobe; br, bristles; gl, gnathal lobe; s, spines:t, tooth; 1, first dorsal muscle; 2, second dorsal muscle; 3, first ventral muscle; 4, second ventral muscle; 5, intrinsic muscle

having widely spread fibres and is attached on mesal margin of the gnathal lobe. The second dorsal muscle (2) is small and is inserted on the basal lobe. The first ventral muscle (3) is inserted on the posterior end of the basal lobe. The second ventral muscle (4) is distinguishable into two groups, a distal and a proximal, and is inserted on the mesal

margin of the junction of the gnathal and basal lobes. The intrinsic muscle (5) extends between the gnathal and the basal lobes of the mandibles.

The first maxillae (fig. 7 and 8). The first maxillae are paired and flexible lying horizontally on the under surface of the head ventral to the mandibles. They form a sort of functional underlip more or less like the labium of the insects (vide infra). Each maxilla is a simple appendage and is divisible into two parts, a median and a lateral plate. SNODGRASS (1952) mentions the basal part of the lateral plate as the coxa, the distal part as the telopodite, and the median plate as the endite lobe projecting from the coxa. The median plate is distinguishable into a basal piece from which a soft endite having setae projects forward. The basal pieces of the two median plates are fused with each other in the median line forming a single structure. Thus the two endites project from the common base, and lie between the lateral plates. The lateral plates are thick, elongated and obliquely placed. Each lateral plate is three segmented, the basal segment is the largest and may be known as the coxa, the remaining two segments as the telopodite. The basal segment of the telopodite is smaller than the apical. The apical segments of the telopodites are broad and have concave mesal surfaces which ordinarily remain in contact with

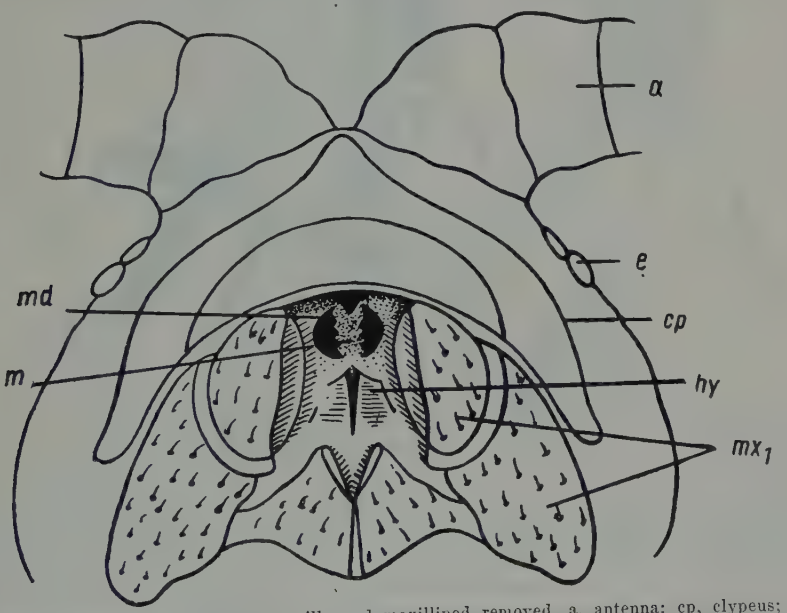


Fig. 7. Head — ventral view, second maxilla and maxilliped removed. a. antenna; cp, clypeus; e, eye; hy. hypopharynx; m, mouth; md, mandible; mx_1, first maxilla

each other. They look like a pair of cups facing each other beneath the mandibles. Under the living conditions they are seen moving apart when the telopodites of the second maxilla are repeatedly thrust between them.

The maxillae are beset with spines which are arranged in a regular order at some places and irregularly scattered at others. The setae are present on

the mesal surface of the endites, and a thick growth of bristles on the mesal margin of the apical segment of the telopodite.

The maxillae are articulated (fig. 3) on the under surface of the cephalite with the first maxillary pleurite (vide supra).

Muscles of the first maxilla (fig. 8). There are four muscles in each maxilla, three are placed longitudinally and one transversely and all of them are intrinsic. (i) The first longitudinal muscle (6) arises from the outer margin of the basal part of the coxa, runs anteriorly to be attached on the transverse apodeme present in the anterior part of the apical lobe of the telopodite. (ii) The second longitudinal muscle (7) lies more or less parallel to the first longitudinal muscle. It arises from the inner margin of the basal part, runs anteriorly to be inserted on the base of the apical lobe. (iii) The third longitudinal muscle (8) lies in the median plate. It extends from the posterior margin of the basal piece, runs

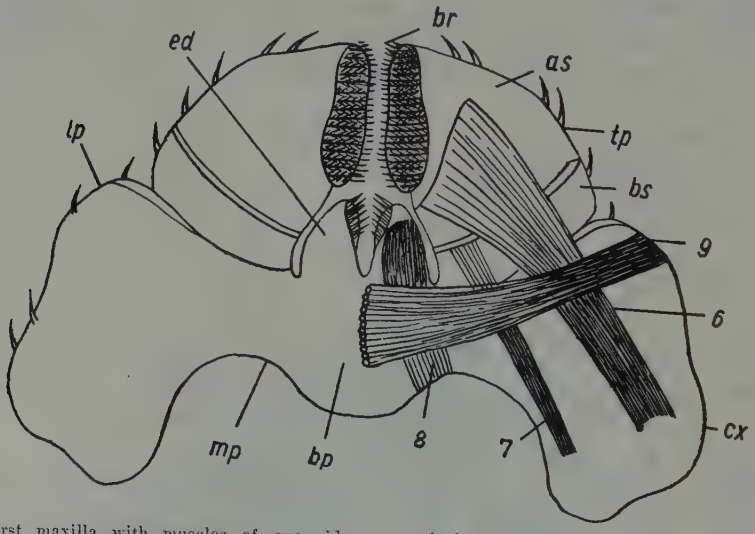


Fig. 8. First maxilla with muscles of one side. as, apical segment; bp, basal piece; br, bristles; bs, basal segment; cx, coxa; ed, endite; lp, lateral plate; mp, median plate; tp, telopodite; 6, first longitudinal muscle; 7, second longitudinal muscle; 8, third longitudinal muscle; 9, transverse muscle

anteriorly to be attached on a transverse apodeme present in the anterior part of the endite. (iv) The transverse muscle (9) lies in the anterior part of the coxa and the basal piece. The inner part of this muscle is thick while the outer part consists of only a few fibres. The muscles of the two sides meet in the middle line and appear to form a single transverse muscle running from one end to the other.

The second maxillae (fig. 9). The second maxillae are paired lying posteriorly to the first maxillae and become exposed on the removal of the maxillipeds. Each consists of large coxal segment and three segmented palp-like telopodite having a somewhat subapical claw at the end of the third

segment. Each coxa has a suture more or less in the middle. According to BÜCHERL (1939) the suture may or may not be present. The coxae of the two sides are connected with each other by their mesal surfaces forming a kind of narrow bridge. There is a suture in the middle of the bridge forming the line of demarcation between the two coxae. The telopodite is articulated to the coxa in such a manner so as to have a free movement. The first segment of the telopodite is the longest and bears three spines on its mesal border, one anterior and two posterior. The second segment is smaller than the first and bears spine near the apical end on its inner side. The third segment is the smallest, has a fold with bristles on its inner wall and bears a claw at its free end. The claw is broad, strong and has a small secondary claw at its side. The telopodites reach forward beneath the clypeus near the bases of the antennae.

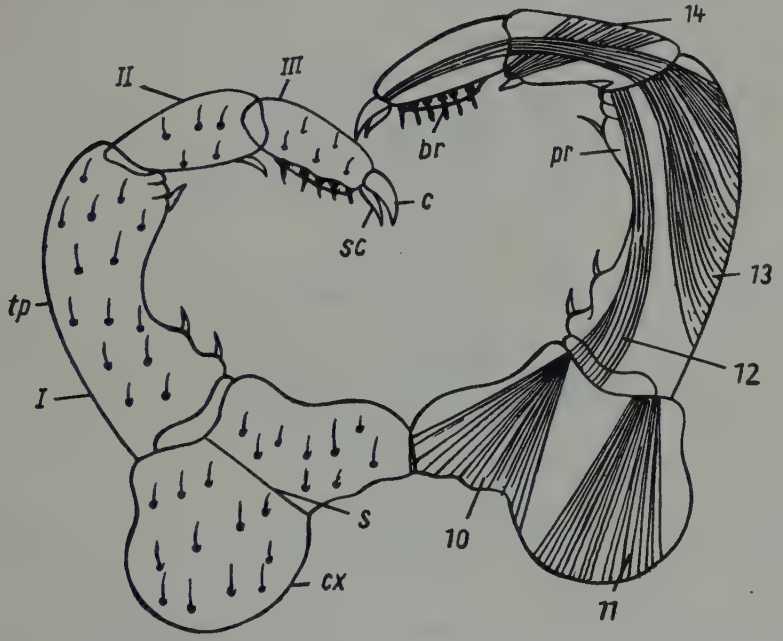


Fig. 9. Second maxilla with muscle on one side. br, bristles; c, claw; cx, coxa; pr, projection; sc, secondary claw; tp, telopodite; I, II, III, segments of telopodite; 10, inner muscle of the basal segment; 11, outer muscle of the basal segments; 12, muscle of the second telopodite segment; 13, muscle of claw; 14, muscle of first telopodite segment

The second maxillae (fig. 3) are articulated on the postero-ventral surface of the cephalite with the second maxillary pleurite (vide supra).

Muscles of the second maxillae. Each maxilla has five muscles which are intrinsic. (i) The inner muscles of the basal segment of the telopodite (10) arises from the inner margin of the coxa and is attached at the inner corner of the base of the telopodite. (ii) The outer muscle of the basal segment of the telopodite (11)

arises from the outer basal margin of the coxa and is inserted at the outer side of the base of the telopodite. (iii) The muscle of the second segment of the telopodite (12) arises from the inner margin of the base of the first segment and is inserted on the inner margin of the base of the second segment. (iv) The muscle of the claw (13) arises from the whole of the outer margin of the first segment, runs through the second and the third segments to be attached at the base of the claw. (v) The muscle of the third segment of the telopodite (14) arises from the posterior part of the outer margin of the second segment and is attached on the inner margin of the base of the third segment.

Hypopharynx (fig. 10). The hypopharynx is a small and simple lobe behind the mouth and lies in the preoral cavity. It is situated infront of the first maxillae extending between the gnathal lobes of the mandibles.

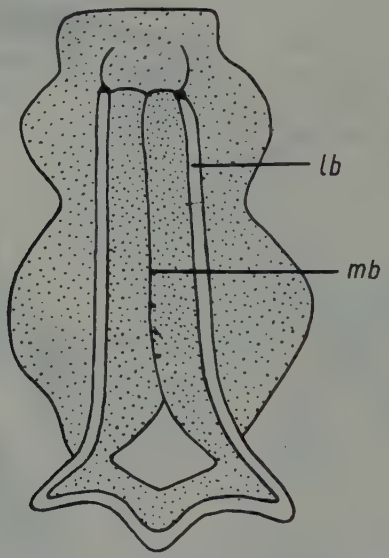


Fig. 10. Hypopharynx, ventral view. lb, lateral bar; mb, median bar

The hypopharynx is divisible into three parts, one median and two lateral. The median part has three chitinous bars, one median and two lateral, lying on its ventral surface.

The Trunk

The trunk (fig. 1) consists of 21 segments each of which bears a pair of legs. Each segment is formed of a single dorsal plate, the tergite, a ventral plate, the sternite and a pair of lateral plates, the pleurites. The terga of the various segments are connected with each other through intertergal membrane. Similarly the sterna also have intersternal membranes between them. Hence, the body possesses great flexibility.

The tergum

All the terga are more or less of a uniform shape however, there is a little variation in size. They may be arranged in two groups, large and small. The two sizes do not alternate but show an irregular arrangement. Their arrangement is as follows:

The first tergum is large while the second is very small. The large terga are 1st, 3rd, 5th, 7th, 8th, 10th, 12th, 14th, 15th, 16th, 18th and 20th while the rest are small. The tergum of the 21st segment is truncated posteriorly and its posterior margin is rounded with a slight depression in the middle. It overhangs the body surface under natural conditions. The anterior ends of each tergum from the second to the twentyfirst is concealed by the posterior margin of the terga infront and are known as the pre-tergites (fig. 11).

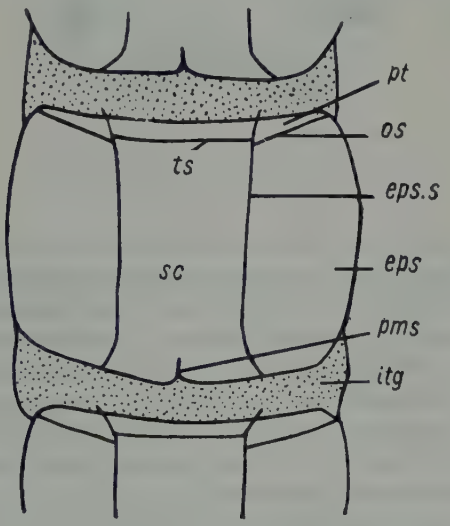


Fig. 11. A tergum, dorsal view. eps, episcutum; eps. s, episcutal suture; itg, inter-tergal membrane; os, oblique sulcus; pms, posterior median sulcus; pt, pre-tergite; sc, scutum; ts, transverse sulcus

The median portion of the dorsal region of each tergum is known as the s c u t u m and the lateral as the e p i s c u t a. All the tergites except the first and the last possess two longitudinal episcutal sulci, in this way dividing the terga into three regions. The last segment has a median longitudinal sulcus which is very conspicuous.

A small sulcus is also present in the median line on the posterior margin of each terga (fig. 11) from second to the twentieth. On the anterior side a very faint and short sulcus is present from the 3rd to the 20th terga. On some of the pre-tergites an oblique sulcus arises from the antero-lateral corner, after running for a short distance towards the middle line, the two sulci meet through a transverse sulcus, present at the posterior border of the pretergite.

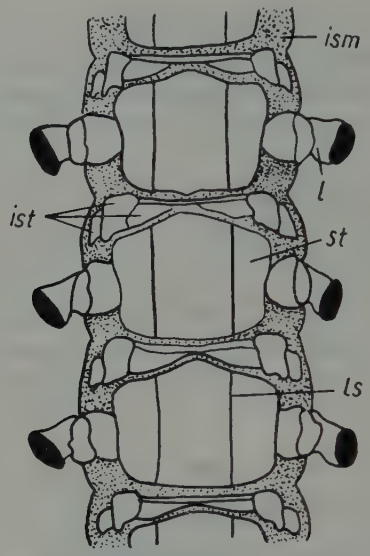


Fig. 12. Sternites, ventral view. ism, intersternal membrane; ist, intersternite; l, leg; ls, longitudinal sulcus; st, sternite

The sternum

The sternum (fig. 12) of all the segments are distinct and are more or less equal in size except the first which is narrow and bears the maxillipeds anteriorly. On each sternum from the second to the twentieth are present two longitudinal sulci which are paramedian. These sulci are more prominant than those of the tergites. The sternum of the twentyfirst segment is very small on account of the enormous development of the coxopleura of this segment. The first sternum is trapezoidal in shape although others are almost rectangular. Intersternal membrane between the different sterna have become sclerotised at places forming intersternites. There are three pairs of lateral intersternites in each intersternal membrane. The intersternites of one side remain connected with those of the other side.

The pleurite

The terga and the sterna remain connected laterally through the pleurites. Each pleurite bears a walking leg and a stigmata is present on some of them. The pleurites bearing the stigmata are 3rd, 5th, 8th, 10th, 12th, 14th, 16th, 18th and 20th.

Each pleurite (fig. 13), a transparent membranous area, has many folds which become sclerotised at places. At the postero-dorsal corner of the pleurite is a sclerotised area which contains a stigma; in those pleurites in which the stigma is absent, at that place, is found only a weak sclerotisation. The legs are implanted in the pleurites. Surrounding the anterior side of the base of the coxa is found a weakly chitinised fold which represents the subcoxal part.

In the fold are present two thickly sclerotised areas, one dorsal and the other lateral known as the supracoxal sclerite and the latero-coxal sclerite which continues ventrally.

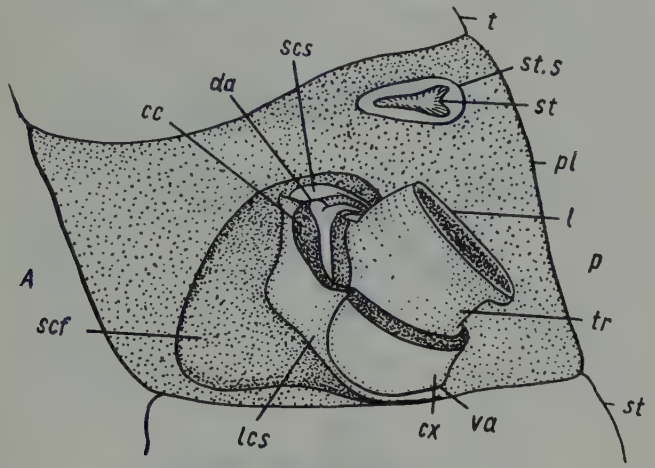


Fig. 13. A pleurite, outer view. cc, coxa corium; cx, coxa; da, dorsal articular point; l, leg; lcs, latero-coxal sclerite; pl, pleurite; scf, subcoxal fold; scs, supra-coxal sclerite; s, sternum; st, stigma; st. s, stigmal sclerite; t, tergum; tr, trochanter; va, ventral articular point

The pleurites become smaller and smaller and their sclerotisation grows stronger and stronger towards the posterior end. Ultimately the pleurites of the twentieth segment are completely sclerotised. Each bulky sclerotised pleurite of the twentyfirst segment becomes fused with the coxa of its side to form the coxopleurite. Each coxopleurite is a long elongated structure, extending posteriorly beyond its own sternum. The coxopleurite bears a longitudinal sulcus in the middle line dividing it into two, more or less equal halves. The ventral half at its mid-ventral margin has a small projection, posterior appendix, while its posterior elongated end bears four or five spines at its tip.

The maxillipeds (fig. 14). The maxillipeds or the poison claws lie horizontally on the under surface of the head, the fangs of which are turned mesally. Each maxilliped consists of a coxa and a telopodite. The coxae of the two sides are fused together, however, there is a distinct suture between them. Anteriorly, each coxa has a distinct plate with five teeth. The teeth are very strong, black and slightly blunt. The inner teeth are longer, broader and more or less joined together at their bases whereas the outer ones are thin, small and distinct.

Each coxa supports a movable four segmented telopodite at its antero-lateral margin. The first segment of the telopodite, the femur, is broader than long and is articulated at its posterior end with the coxa, due to which the telopodite can move freely. The articulation is of monocondylic hinge type. At the distal end on the inner side of the femur there is a chitinous appendix having one distinct and two fused plates in the form of teeth. The next two segments of the telopodite, the tibia and the first tarsus are very small. The

second tarsus is fused with the claw. The clawed tarsus is the longest piece of the telopodite and is about half of its length. The claw is black, very strong and pointed at its tip. The telopodite contains the poison gland (fig. 15), the duct of which opens slightly behind the tip of the claw.

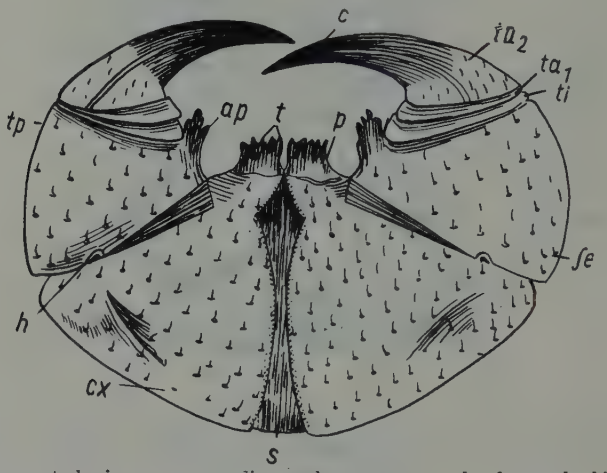


Fig. 14. Maxillipeds, ventral view. ap, appendix; c claw; cx, coxa; fe, femur; h, hinge; p, plate of coxa; s, suture; t, teeth; ta_1, first tarsus; ta_2, second tarsus; ti, tibia; tp, telopodite

According to some authors the maxillipeds belong to the cephalic region, while others regard them as trunk appendages. Probably their opinions are based on the fact that functionally they appear to belong to the cephalic region while morphologically to trunk region. There appear to be no traces of tergum, sternum or pleurites of the maxillipedal segment. SNODGRASS (1952) has supposed that the tergum of the maxillipedal segment has fused with the first trunk segment. It means that the first trunk tergum is a composite structure containing the maxillipedal tergum, intersegmental membrane between it and the first trunk tergum, and the first tergum itself. But there are no indications of any such condition, and the first trunk tergum does not appear to be a composite structure. It is connected dorsally with the head through the intersegmental membrane which also does not show any sclerotisation. It appears that the maxillipedal segment does not have any tergum. BÜCHERL (1939) has mentioned the presence of the maxillipedal tergum, he appears to be confused, he has regarded the dorsal part of the coxae as the tergum. Similarly, there appears no trace of the maxillipedal sternum. The maxillipeds remain attached at the anterior margin of the first trunk sternum through a membrane. BÜCHERL (1939) has wrongly named the coxae as the coxosternum. The pleurites also appear to be absent.

The mouth parts of *Scolopendra* are very similar to those of insects, and insects do not have any structure like maxillipeds in their head region, therefore, there seems more probability that the maxillipeds do not belong to the head region in *Scolopendra* as well. I am of opinion that the maxillipeds be-

long to the first trunk segment which has lost all its traces, and the maxillipeds have become attached to the anterior surface of the so called first leg-bearing segment and not on the lateral surface as it can not bear two pairs of appendages.

Muscles of the maxillipeds (fig. 15). There are four pairs of muscles, one pair extrinsic and three pairs intrinsic. The extrinsic pair is known as cephalo-maxillipedal muscle (15). Two muscles arise from the medio-lateral parts of the cephalite, run obliquely to be inserted together on the antero-mesal part of the fused coxae. The intrinsic muscles are: (i) Muscle of the claw (16) arises from the outer margin of the junction of the coxa and femur, runs towards the middle line to be inserted on the inner margin of the base of the claw. (ii) The first coxo-femur muscle (17) is wide and arises from the base of the coxa, runs anteriorly to be inserted at the base of the femur. (iii) The second coxo-femur muscle (18) arises from the inner margin of the base of the coxa, runs anteriorly to be inserted on the apodeme which arises from the inner junction of the coxa and femur.

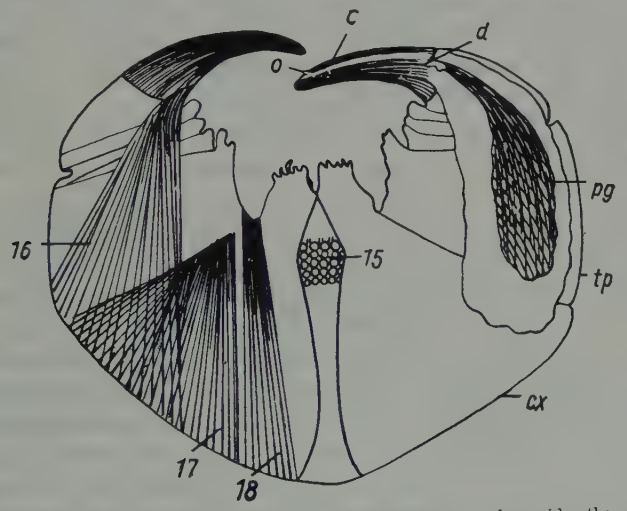


Fig. 15. Maxillipeds, one side showing the poison gland and the other side the muscle. c, claw; cx, coxa; d, duct of poison gland; o, opening of the poison gland; pg, poison gland; tp, telopodite; 15, cephalo-maxillipedal muscle; 16, muscle of the claw; 17, first coxo-femur muscle; 18, second coxo-femur muscle

Poison gland and its duct

The poison gland (fig. 15) lies in the telopodite extending from the femur upto the posterior end of the claw. It is situated near the outer margin of the telopodite. The gland is a cylindrical, sacular structure and gradually becoming narrow till it opens into its duct. The duct runs near the outer margin in the claw and opens slightly behind its tip. The pointed claw acts as an efficient type of syringe, the tip of which helps in penetrating the tissue and the opening being situated a little posteriorly, the venom flows in the wound.

Walking legs

The walking legs (fig. 1, 13 and 16) are attached to the ventral portion of the pleura of the segment close to the external margin of the sterna. Each leg consists of seven segments, the coxa, trochanter, prefemur, femur, tibia, first tarsus and the second tarsus. The coxa is more or less oval proximally and narrow distally. It is attached to the body by an articular membrane known as the coxal corium which surrounds the base of the coxa. The coxa is articulated to the supra-coxal sclerite dorsally and to the ventral continuation of the latero-coxal sclerite ventrally, thus its movements are strictly limited to that of a dicondylic hinge having the axis in a transverse plane.

The trochanter is the basal segment of the telopodite and it represents the two fused trochanters which remain distinct in other Chilopods. It is a cylindrical and elongated structure freely movable by a hinge on the coxa. The trochanter is followed by the prefemur. The femur is larger than the prefemur. The tibia is flexed on the femur and is longer than it. The tarsus is divided into two subsegments, of which the proximal one, the first tarsus is longer than the distal one, the second tarsus, which is small and bears a claw at its terminal end. At the distal end of the proximal tarsus is found a spur. The basal portion of the claw has a slight depression but it is not a joint. It bears two spurs, one on each side.

The first two pairs of legs (fig. 1) are smaller and not so much sclerotised as the others. The first pair takes part in ingestion. The last pair of legs are directed posteriorly.

The last pair of legs. The coxae of the last pair of legs (fig. 17 and 18) have fused with the pleura forming coxopleura which serve to protect the genito-anal region. The prefemur is the largest and strongest of all the other segments of the leg. It is provided with a number of spurs both on its dorsal and ventral surfaces. Their number and arrangement varies to a great extent. The number of dorsal spurs may be four or five and sometimes they appear to be in two rows. The ventral spines are nine in number arranged in three rows of three each. Sometimes one or two of these rows of spines remain scattered. The distal end of prefemur on its inner dorsal side bears an appendix with four spines. In some cases the number of these spines may be more than four. The appendix has been named 'Spine of Canto' by BÜCHERL (1939 and 1942) and 'Corner thorn' by JANGI (1955).

The prefemur, femur and tibia of last leg (fig. 17 and 18) show secondary sexual characters. In the adult males the lateral and posterior margins of the dorsal surface of these segments are elevated, while the median part is flat. The posterior elevations of the prefemur and femur are incomplete in the middle, while that of the tibia does not show any gap. In the females there are no lateral elevations on the prefemur, femur and tibia, therefore, their shape is like that of other legs.

Muscles of the legs (fig. 16). The muscles of the leg consist of two sets (i) the muscles of the limb base moving the appendage as a whole

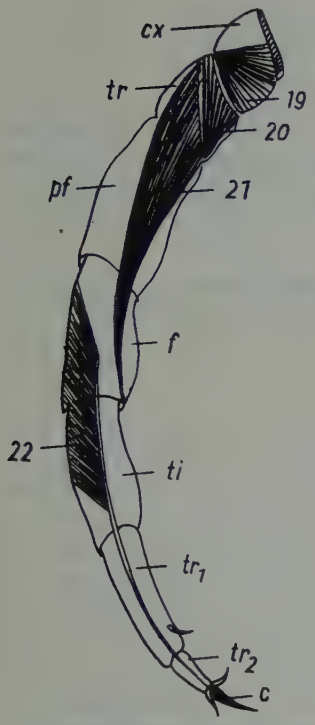


Abb. 16

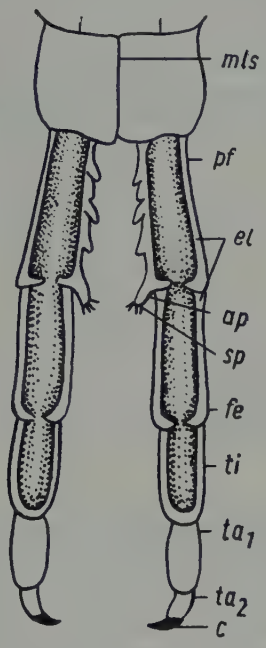


Abb. 17

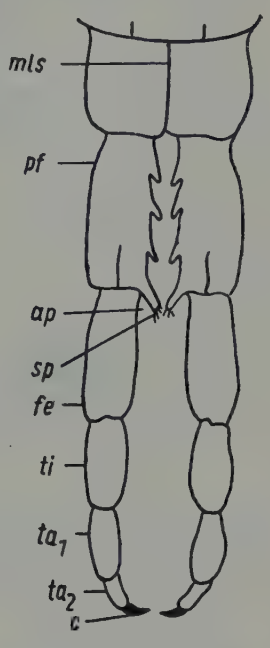


Abb. 18

Fig. 16. A leg with its musculature. c, claw; cx, coxa; f, femur; pf, prefemur; ti, tibia; tr, trochanter; tr_1, first tarsus; tr_2, second tarsus; 19, muscle of trochanter; 20, muscle of prefemur; 21, muscle of tibia; 22, muscle of claw

Fig. 17. Male. Fig. 18. Female. Twentyfirst ergum with legs. ap, appendix; c, claw; el, elevations; fe, femur; mls, median longitudinal sulcus; pf, prefemur; sp, spines; ta_1, first tarsus; ta_2, second tarsus; ti, tibia

and the (ii) muscles of the telopodite-segments which move the individual segments of the limb. The muscles of the limb base show the absence of the usual tergal musculature of the coxa. The limb base has got the anterior and posterior sternal muscles, and a large two branched pleural muscle. The coxa turns on the subcoxa by a vertical hinge with dorsal and ventral articular points (fig. 13).

The part of the limb beyond the coxa is the chief movable part and has four muscles. The coxa-trochanteral joint is a dicondylic hinge. (i) The muscle of the trochanter (19) is a levator muscle and consists of bundles of small fibres, the fibres arise entirely within the coxa i. e. from its base and the lateral wall, and are inserted on the outer end of the base of the trochanter. (ii) The muscle of the prefemur (20) is a short muscle arising from the outer part of the base of trochanter to be inserted on the inner posterior corner of the prefemur. (iii) The muscle of the tibia (21) is a long muscle arising from the base of the trochanter below the second muscle, runs through the prefemur and femur to be inserted on the inner corner of the base of the tibia. (iv) The muscle of the claw (22) is a

depressor, its fibres take their origin in the femur and tibia and are inserted by a long tendon on the ventral end of the base of the claw.

The genito-anal region

The genito-anal region (fig. 19 and 20) remains telescoped in the last segment of the body and hence it is not visible. This region is slightly bent towards the ventral side, and remains covered by the intersegmental membrane infront. The membrane is a little narrow on the ventral side.

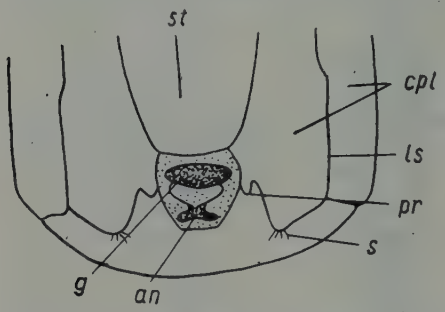


Abb. 19

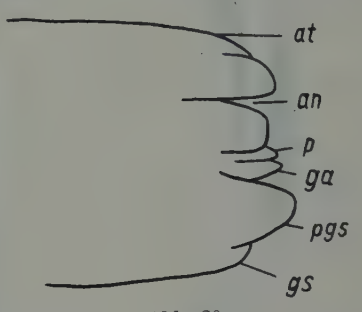


Abb. 20

Fig. 19. Ventral view of the genito-anal segment of female. an, anus; cpl, coxopleura; g, female gonopore; ls, longitudinal sulcus of coxopleura; pr, projection; s, spine; st, sternum
Fig. 20. Lateral view of genito-anal segments, male. an, anus; at, anal tergum; ga, genital appendage; gs, genital sternite; p, penis; pgs, post-genital sternite

The genito-anal region of the male. The genito-anal region consists of three segments the genital, post genital and anal. The genital segment is small, its tergite is not distinguishable but its sternite is well developed, more or less boat-shaped, and on its ventral median surface has a longitudinal sulcus which is very distinct at its terminal end. A pair of genital appendages are attached posteriorly to this segment in the distal part of the depression in the sternite. They are small, curved, conical and unsegmented.

Post-genital segment. The tergite is not distinct, and the sternite is very small. It is formed of two curved plates and lies in the form of a semilunar arch sorrounding the penis from the ventral side. The penis is a triangular structure and consists of two pieces connected together which are placed vertically. Its antero-ventral side is chitinised, and bears some setae posteriorly. On the surface of the penis lies an ejaculatory canal and at its tip the genital aperture.

The anal segment forms the terminal end of the body. The anus remains concealed with in the folds which surround it. The folds may be known as the supraanalis, laminae adanales and lamina subanalis. The supraanalis fold is triangular and sclerotised. The anal tergite is well developed.

The genito-anal region of female is more internally placed than that of the male. It does not have either genital appendages or the post-genital sternite. The anal segment is very well developed. In all other respects this region is like that of the male. The genital aperture lies at the end of the genital segment and is a transverse slit.

Table showing differences between the males and females

Males	Females
1. Smaller in size	1. Larger in size
2. The lateral and posterior margins of prefemur, femur and tibia have prominant elevations and they are flat in the middle	2. There are no such elevations and the entire leg is cylindrical
3. Genital appendages present	3. Absent
4. A large copulatory organ is present	4. Absent
5. Anal segment smaller than the genital	5. Anal segment is larger than the genital
6. Genital aperture not visible externally	6. Genital aperture conspicuous and slit-like
7. Post genital sternite present	7. Absent

Summary

The body of *Scolopendra morsitans* is divisible into head and trunk region. The head bears a pair of antennae, a pair of organ of Tomosvary, four pairs of eyes, a clypeus, a pair of mandibles, two pairs of maxillae and a hypopharynx. The first maxillae form a sort of functional underlip more or less like the labium of insects.

The trunk region has twentyone leg bearing segments and the genito-anal region. The first trunk segment also bears the maxillipeds. Each segment is formed of a dorsal tergite, a ventral sternite and a pair of lateral pleurites. The inter-segmental membranes connect the various body segments.

The first two pairs of legs are small and the first pair takes part in ingestion. The last pair of legs are directed posteriorly and modified and show secondary sexual characters.

The genito-anal region remains telescoped in the last segment of the body and consists of genital, post-genital and anal segments.

Acknowledgements

The author is thankful to Dr. R. Rakshpal. Ph. D., for his valuable suggestions from time to time and kind help in the preparation of this paper.

References

Bücherl, W.: Os Quilopodos do Brasil. Mem. Inst. Butantan. **13** (1939) 49—361.

— Contribuicao ao estudo dos orgaos sexuais externos das especies do genero *Scolopendra* Linn. mais frequentes no Brasil. Mem. Inst. Butantan. **16**, 1.

Chamberlain, R. V.: On some new Myriapods collected in India in 1916 by C. A. Kofoid. Records of Indian Museum, **22** (1922).

Gravely, F. H.: Two new species of Scolopendridae. Rec. Indian Mus. **7** (1912) 416—417.

— Notes on the habits of Indian Insects, Myriapods and Arachnids. Rec. Indian Mus. **11** (6) (1915) 483—540.

Jangi, B. S.: Some aspects of the morphology of the centipede *Scolopendra morsitans* Linn. (Scolopendridae). Ann. Mag. nat. Hist. (12) 8 (1955) 597—607.

Silvestri, F.: On some Lithobiodea (Chilopoda) from India. Rec. Indian Mus. **13** (1917) 307—314.

— Contributions to the knowledge of the Chilopoda Geophilomorpha of India. Rec. Indian Mus. **16** (1) (1919) 45—107.

Snodgrass, R. E.: A text Book of Arthropod Anatomy. Com. Pub. Com. Inc. (1952).

Beobachtungen an Tardigraden eines zerfallenden Baumstrunkes in Osttirol (Tirol)

Von

Franz Mihelčič[1]

(Eingegangen am 13. September 1962)

Beim Untersuchen von Moosen an Baumstrünken bin ich eigentlich zufällig auf dieses Thema geraten. Von der Untersuchung von Moosen auf Tardigraden bin ich auf die Untersuchung des ganzen Inhaltes eines verrotteten Baumstrunkes gekommen. Weil mir das Ergebnis dieser Beobachtungen nicht uninteressant erscheint, will ich hier kurz darüber berichten.

1. Die erste zufällige Beobachtung

Auf dem Wege von Tristach (Osttirol, unweit Lienz), der zum See hinaufführt, habe ich von einem stark verrotteten Baumstrunk, der in der Mitte schon ausgehöhlt war (nach Kühnelt im dritten Stadium der Verrottung, Kühnelt 1950), von Moosen, die sowohl an der Außenseite, wie auf der Sägefläche, aber auch im inneren der Aushöhlung, einige Moosproben mitgenommen. Darin habe ich folgende Tardigraden festgestellt:

Echiniscus (*Bryodelphax*) *parvulus*, *Echiniscus* (*E.*) *blumi*, *Pseudechiniscus suillus*, *Macrobiotus hufelandi*, *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus*, *Hypsibius* (*Hypsibius*) *convergens* und *Milnesium tardigradum*.

Das war das Resultat der Untersuchung der ganzen Moosmenge des Baumstrunkes. Die Individuenzahl habe ich leider damals nicht gezählt.

Zwei Tage später habe ich nur aus dem Inneren ein Stück des Moosrasens und dazu noch die sich unter ihm befindenden verrotteten Holzteilchen zur Untersuchung mitgenommen. Die Moosmenge betrug etwa 25 cm^2 und von Holzteilchen, die mit Tierlosungen von Oribatiden, Collembolen u. a. schon stark vermischt waren, etwa 10 cm^3. In Moosrasen waren folgende Tardigraden zu sehen: *Echiniscus* (*Echiniscus*) *blumi*, *Macrobiotus hufelandi*, *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* und *Milnesium tardigradum*; im Holzmull (so nenne ich das verrottete Holz) aber: *Macrobiotus hufelandi* und *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus*. Auch hier wurden die Individuen nicht gezählt.

2. Serienbeobachtung

Daraufhin habe ich in derselben Umgebung weitere, jedoch systematische Beobachtungen angestellt. Dazu habe ich mir einen Baumstrunk von etwa 45 cm Durchmesser an einer der Luft und der Belichtung gut ausgesetzten Stelle ausgesucht. Der Standort war nicht zu trocken, eher etwas feucht (wie die ganze Schattenseite dieses Kammes feucht ist), was für die Tardigraden

[1] Dr. Franz Mihelčič, St. Johann im Walde, Post Lienz, Osttirol, Österreich.

nicht ungünstig war. Der Unterwuchs war nicht stark entwickelt, die Grasdecke eher spärlich, Moosrasen, aus verschiedenen Bodenmoosen bestehend. gut ausgebildet. Dazu wuchsen noch einige spärliche Stauden, wie Farnkräuter und andere, in der Umgebung.

2.1. Anfangsstadium der Zersetzung

Als Anfangsstadium der Zersetzung eines Baumstrunkes bezeichne ich mit KÜHNELT (1950) das Stadium nach dem Holzfall. Es wurden Moose am Baumstrunke untersucht. Dabei ergab sich folgendes Bild:

Name der Art	Individuenzahl
Echiniscus (Bryodelphax) parvulus	21
Echiniscus (Echiniscus) blumi	32
Pseudechiniscus suillus	13
Macrobiotus hufelandi	36
Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus	28
Hypsibius (Hypsibius) convergens	12
Milnesium tardigradum	8

Die Moosmenge betrug für jede Probe etwa 25 cm^3, und es wurden im ganzen 3 Proben entnommen, eine an der dem Waldinneren zugekehrten, die zweite an der der freien Landschaft zugekehrten und eine an der dem Nordwesten zugekehrten Seite.

2.2. Das zweite Stadium der Zersetzung

So bezeichnet KÜHNELT (1950) jenes Stadium der Zersetzung eines Baumstrunkes, bei dem sich einerseits die Moose und Flechten auch schon auf der Sägefläche ausgebreitet haben, andererseits aber der Strunk in der Mitte schon ausgehöhlt ist.

Etwa 1½ Jahre später sammelte ich Moose bzw. Flechten (soweit es möglich war, sie vorsichtig vom Strunke zu entfernen) auf demselben Baumstrunke; dazu holte ich auch eine Handvoll (etwa 10 cm^3) vom schon zersetzten Holz aus dem Inneren des Strunkes.

In den Moosen und Flechten der Oberfläche (denn in denen der Seiten wurden keine Veränderungen gesehen und deshalb auch keine Veränderungen in der Zusammensetzung der Tardigradenpopulation erwartet) wurden folgende Tardigraden beobachtet:

Echiniscus (Bryodelphax) parvulus	5
Echiniscus (Echiniscus) blumi	17
Macrobiotus hufelandi	19
Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus	5
Hypsibius (Hypsibius) convergens	9
Milnesium tardigradum	7

Die Menge des untersuchten Materials (Moose und Flechten) betrug etwa 10 cm^3. Die ganze Oberfläche des Holzes war ein wenig feucht.

Im Inneren, d. h. im Holzmull (Holzteile untermischt mit Tierlosungen) wurden folgende Tardigraden festgestellt:

Echiniscus (Echiniscus) blumi	8
Macrobiotus hufelandi	12
Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus	7

Auch hier betrug die Menge des untersuchten Materials etwa 10 cm^3.

2.3. Beobachtungen im dritten Stadium

Auch hier wird das dritte Stadium im Sinne KÜHNELTs (1950) aufgefaßt. Es handelt sich um das Stadium, bei dem der Baumstrunk größtenteils ausgehöhlt ist, trotzdem die Außenwände noch mehr oder weniger gut erhalten sind. In der Aushöhlung wurden schon üppige Moosrasen aufgefunden und vor allem diese und die darunterliegende zersetzte Holzschicht (Holzmull) zur Untersuchung mitgenommen. Diese ergab folgende Resultate:

a) in Moosrasen aus dem Inneren des Baumstrunkes wurden

Echiniscus (Echiniscus) blumi	18	Individuen
Macrobiotus hufelandi	25	„
Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus	12	„
Hypsibius (Hypsibius) convergens	7	„
Milnesium tardigradum	2	„

gesehen.

b) im Material aus Holzmull (zersetztes Holz mit Tierlosungen untermischt) machte ich folgende interessante Beobachtung. Zur Untersuchung wurden etwa 15 cm^3 Material mitgenommen und darin über 300 Individuen der Art *Echiniscus (Echiniscus) blumi*, dazwischen 16 Individuen der Art *Macrobiotus hufelandi* und 8 der Art *Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus* gesehen. Zugleich mit ihnen wurden zahlreiche Ameisen der Art *Lasius niger*, zahlreiche Oribatiden, wie *Scutovertex* spec., *Oppia* spec., *Phthiracarus* spec., *Hoploderma* spec. u. a. m. beobachtet.

2.4. Endbeobachtung

Nach etwa 10 Jahren war vom ganzen Baumstrunk nur noch ein mit starken Moospolstern bewachsener Hügel zu sehen. In diesen Moosen konnte ich die Tardigraden des Anfangsstadiums und der Umgebung feststellen. In dem unter ihnen sich befindenden Bodenteil, der eine schwarzbraune Farbe zeigte, wurden in einer Probe von etwa 3 cm^3 Größe folgende Tardigraden gesehen:

Echiniscus (Echiniscus) blumi	25	Individuen
Macrobiotus hufelandi	43	„
Hypsibius (Isohypsibius) tuberculatus	28	„

3. Abweichungen

Es ist mit von verschiedenen Umständen abhängigen Abweichungen zu rechnen. Diese sind sowohl lokaler Natur, sie hängen aber auch mit der Zersetzungsart des Baumstrunkes zusammen. Ich habe zur Kontrolle zwei weitere Baumstrünke im dritten Zersetzungsstadium beobachtet. Im Material vom zersetzten Holzteil sah ich im ersten Fall:

Echiniscus (*Echiniscus*) *blumi*	25	Individuen
Macrobiotus hufelandi	132	„
Hypsibius (*Isohypsibius*) *tuberculatus*	57	„
Im zweiten Fall waren:		
Macrobiotus hufelandi	80	„
Hypsibius (*Isohypsibius*) *tuberculatus*	98	„

Schrifttum

KÜHNELT, W.: Bodenbiologie, Wien 1950.
— Biologia del suelo, Cons. sup. Invest. Cientif. Madrid 1957.
MIHELČIČ, F.: Tardigraden der Baummoose. (Im Druck.)
RAMAZZOTTI, G.: Il Phylum Tardigrada, Mem. Ist. Idrobiol. Ital. 14 (1962).

Zur Systematik, Geografie und Ökologie der Gattung *Eremaeus* C. L. Koch

Von
FRANZ MIHELČIČ[1]

(Eingegangen am 13. September 1962)

In den letzten Jahren wurden mehrere *Eremaeus*-Arten neu beschrieben. Es sind jedoch nicht alle neu beschriebenen Arten auch gute Arten. Aber auch, wenn wir die unzureichend beschriebenen und die aus irgendeinem Grunde zweifelhaften Arten nicht berücksichtigen, bleibt uns trotzdem eine genügende Zahl von sicher guten *Eremaeus*-Arten übrig.

Wir wollen uns im vorliegenden Beitrag nicht so sehr mit der Frage nach der systematischen Stellung der Gruppe und einzelner Arten befassen. Das wurde in einer kurzen Monographie (MIHELČIČ 1963) gemacht. Wir wollen hier vor allem die Frage der geographischen Verbreitung und des ökologischen Verhaltens einzelner *Eremaeus*-Arten behandeln. Die Systematik wird ganz am Anfang nur insofern berücksichtigt, als sie eine Bedeutung für unsere Arbeit hat, und zwar zur besseren Kenntnis der Gattung.

[1] Dr. Franz Mihelčič, St. Johann i. Walde, Post Lienz, Osttirol, Österreich.

1. Zur Systematik der Gattung *Eremaeus*

Die bisherige Gattung *Eremaeus* C. L. Koch umfaßt zwei gute Gattungen: die Gattung *Eremaeus* s. str. mit dem Typus *Eremaeus hepaticus* und die Gattung *Eueremaeus* gen. nov. mit dem Typus *Eremaeus oblongus*. Diese Einteilung habe ich in der obenerwähnten Monographie durchgeführt und sie auch begründet. Das MS wurde GRANDJEAN vorgelegt, der die Einteilung auch gut geheißen hat (MIHELČIČ).

Nur wegen der Vollständigkeit seien hier die Merkmale, die die beiden Gattungen trennen, kurz angeführt (siehe Tabelle).

	Eremaeus	*Eueremaeus*
Körperform:	gedrungen;	schlank
Rostrum:	allmählich abfallend;	stark abfallend
Hysterosoma:	kreisrund;	oval, länglich
Lamellarhaare:	nahe beieinander (weniger als um ihre Länge entfernt); wenig von den Lamellen entfernt	weit voneinander (um mehr als um ihre Länge voneinander entfernt), weit von den Lamellen entfernt
Lamellen:	auch beim Jugendstadium runzelig; sehr lang (über die Apophysis ant. reichend); nie mit glatter Leiste	Lamellen krustenförmig; mit glatter Leiste; schon bei der Larve eine dünne Leiste, die Länge ist verschieden
Sensillus:	stets borstenförmig, sehr lang; (um $1^1/_3$ länger als die Entfernung der Ansatzstellen), am Ende dünn kolbenförmig	lang oder kurz; nie kolbenförmig, sondern spindel oder keulenförmig
Notogasterborsten:	stets 11 Paar; c_2-Borste vorhanden	stets 10 Paar; Borste c_2 stets fehlend
Lyrifissuren:	mandelförmig (kurz, breit)	spaltenförmig (lang und schmal)
Ventralöffnungen:	um die Länge (und mehr) der Genitalöffnung entfernt	um oder um weniger als die Länge der Genitalöffnung von einander entfernt
Umrandung der Ventralöffnungen:	hinter der Genitalöffnung die Umrandung geschlossen, ohne eine Verlängerung zur Umrandung der Analöffnung	hinter der Genitalöffnung eine Verlängerung der Umrahmung derselben bis zu Analöffnung
Postacetabularleiste:	hinter dem Acetabulum IV keine Leiste nach hinten	hinter dem Acetabulum IV eine S-förmig gebogene, sich verjüngende Leiste nach hinten
Postanalplatte:	der Hinterrand nicht eingebuchtet und keine Platte, sondern glatt abgerundet	der Hinterrand eingebuchtet. die Ventralplatte in die Einbuchtung verlängert eine Plante bildend

Zur Gattung *Eremaeus* gehört in Europa nur noch eine in Spanien gefundene Art: *Eremaeus magnus* Mihelčič.

Zur Gattung *Eueremaeus* gehören folgende in Europa als gute Arten beschriebene *Eueremaeus: Eueremaeus oblongus* C. L. Koch, *Eueremaeus silvestris* Forsslund, *Eueremaeus valkanovi* Kunst, *Eueremaeus intermedius* Mihelčič, *Eueremaeus travèi* Mihelčič und *Eueremaeus kühnelti* Mihelčič.

Die Art *Eueremaeus valkanovi* kommt in zwei Formen vor, Form *a* mit dem kolbenförmigen Sensillus und Form *b* mit spindelförmigem Sensillus.

Die außereuropäischen *Eremaeus*-Arten wurden hier nicht in Betracht gezogen.

2. Zur geografischen Verbreitung der Gattungen *Eremaeus* und *Eueremaeus*

Vertreter beider Gattungen kommen in ganz Europa vor. Sie sind jedoch nicht in allen Teilen aller europäischen Länder gleich vertreten. Sie scheinen in Südspanien, in Westeuropa (Frankreich, der Süden ausgenommen) zu fehlen. Es ist jedoch heute nicht möglich, darüber ein abschließendes Wort zu sagen.

Eremaeus hepaticus dürfte eine mitteleuropäische Art sein; sie ist in Mitteleuropa allgemein verbreitet. Kommt in Mittel- und Süddeutschland, in der Schweiz, in Österreich, in der Tschechoslowakei, in Ungarn und Nordjugoslawien vor. In Südeuropa reicht sie in Zentralspanien bis zu den Braunlehmböden; sie ist in Bulgarien gesehen worden (vgl. Willmann. Kunst. Mihelčič). Die Berichte über ihr Vorkommen in Norddeutschland (Strenzke), in Finnland (Karppinen) sind nicht sicher. Es ist möglich, daß sie sich auf *Eueremaeus silvestris* beziehen. Bisher wurde die Art in Dänemark, Schweden und wahrscheinlich auch in Norwegen nicht beobachtet (Forsslund, Dalenius, Weis-Fogh melden sie nicht).

Eremaeus magnus ist sicher eine meridionale Art. Sie kommt in Zentralspanien vor und bevorzugt trockene, stark ausgetrocknete, steppenartige Böden. Sie wurde bisher nur dort beobachtet (Mihelčič).

Eueremaeus oblongus ist allem Anschein nach eine mitteleuropäische, wenn nicht nordeuropäische Art. Sie wurde aus Nordeuropa und als selten in Mitteleuropa gemeldet. Sie bevorzugt freie Landschaft. Die Meldungen, nach denen die Art auch in Südeuropa und sogar in Nordafrika gesehen wurde, sind jedenfalls zu überprüfen. In Zentralspanien wurde die Art nicht gesehen. Die diesbezüglichen Meldungen beziehen sich auf die ihr nahe stehende, jedoch nicht identische Art *Eueremaeus intermedius*. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sich auch die übrigen, für Südeuropa gegebenen Meldungen auf diese Art beziehen. Selten, vereinzelt.

Eueremaeus silvestris ist eine nordeuropäische Art, die sich aber in ganz Mitteleuropa, jedoch nur in Wäldern, beheimatet hat. Sie wird auch aus nördlichem Südeuropa gemeldet. Jedenfalls ist es möglich, daß sie mit *Eueremaeus valkanovi* (mit dünner Spindel) verwechselt werden könnte. Die Funde aus

Guadarrama-Gebirge (Spanien) müssen diesbezüglich überprüft werden. Die Art wird auch aus Polen gemeldet.

Eueremaeus valkanovi dürfte eine meridionale Art sein. Ihre Verbreitung reicht weit ins Mitteleuropa. Sie kommt aber besonders im Süden Europas vor, so auf Peloponnes, Korsika, Süditalien, Spanien. In Mitteleuropa wurde sie in der Tschechoslowakei und in Österreich gesehen, dürfte aber auch in anderen mitteleuropäischen Ländern nicht fehlen (KUNST, MIHELČIČ). KUNST meldet die Art aus Bulgarien (KUNST).

Eueremaeus travéi ist bisher nur aus Südfrankreich (Pyrenäen) bekannt. Sie kommt in der offenen Landschaft vor. Über ihre sonstige Verbreitung kann noch nichts sicheres ausgesagt werden.

Eueremaeus intermedius dürfte wohl eine meridionale Art sein. Sie kommt in Spanien im Guadarrama-Gebirge (Rankerböden) wie in Steppenböden (Braunlehm- wie Sierosemböden) vor. Auch in der Sierra Nevada wurde die Art gesehen (die als *E. oblongus* beschriebene Art ist eigentlich *Eueremaeus intermedius*). In Mitteleuropa habe ich die Art in Mittel- und Süddeutschland und in Österreich (Osttirol) gesehen. Auch aus Italien (Südtirol) ist sie mir bekannt. Mancherorts zahlreich, meist vereinzelt.

Eueremaeus kühnelti ist bisher nur aus Südspanien bekannt. Über die Verbreitung der Art gilt, was oben bei *E. travéi* gesagt wurde.

Das hier Gesagte können wir in einer Tabelle folgendermaßen zusammenfassen:

Tabelle 1

Übersicht über die geographische Verbreitung der Gattungen *Eremaeus* und *Euremaeus*

Name der Art	Nord-	Mittel-Europa	Süd-
Eremaeus hepaticus	— Finnland ?	Mittel- und Süddeutschland, Tschechoslowakei, Ungarn, Schweiz, Österreich	Zentralspanien, Norditalien
Eremaeus magnus	—	—	Zentralspanien
Eueremaeus oblongus	+	Mittel- und Süddeutschland, Tschechoslowakei, Österreich, Schweiz	Südfrankreich ? Nordafrika ?
Eueremaeus silvestris	+	ganz Mitteleuropa	?
Euremaeus valkanovi	—	Mittel- und Süddeutschland, Tschechoslowakei, (forma a und forma b)	Italien, Zentralspanien, Balkan, Korsika (forma a)
Eueremaeus intermedius	—	Mittel- und Süddeutschland, Österreich	Zentralspanien
Eueremaeus travèi	—	—	Südfrankreich (Pyrenäen)
Eueremaeus kühnelti	—	—	Zentral- und Südspanien

Es macht den Eindruck, daß die beiden Gattungen mehr mediterranen und meridionalen Charakter haben. Jedenfalls überwiegt das Xerophile und die Tendenz nach Süden.

3. Zur Ökologie der Gattungen *Eremaeus* und *Eueremaeus*

Noch bessere Kenntnis von beiden Gattungen erlangen wir, wenn wir uns die Lebensweise einzelner Arten der genannten Gattungen anschauen.

Eremaeus hepaticus kommt in Wäldern, vor allem, das gilt für Mitteleuropa und Spanien, in Nadelwäldern vor. Die Art bevorzugt schwach feuchte Standorte. Trotzdem wurde sie auch in parkähnlichen Baumbeständen um Madrid (Braunlehmböden) öfters festgestellt. Bedingung war jedoch: genügend Streu.

Eremaeus magnus bevorzugt nur extrem trockene Standorte mit verhältnismäßig karger Streu. Sie ist eigentlich selten.

Eueremaeus oblongus ist eine seltene Art. Selten wurde sie in größerer Menge festgestellt. Sie bevorzugt freie, offene Landschaft und kommt in Mauer- und Felsenmoosen vor. In Österreich (Osttirol) wurde sie vereinzelt in trockenen Böden (karge Nadelstreu) gesehen.

Eueremaeus silvestris kommt in Wäldern vor; das gilt vor allem für Mitteleuropa. In Nordeuropa (Schweden, Finnland) scheint sie auch in offener Landschaft vorzukommen. Aus Südeuropa wird sie von Norditalien gemeldet. Die Art verlangt gute Streudeckung.

Eueremaeus valkanovi dürfte eine xerophile Art sein, reicht aber bis Mitteleuropa vor. Ob sie auch in Norddeutschland vorkommt ist fraglich, aber nicht unmöglich. Sie bewohnt schüttere, trockene Wälder. In Spanien kommt sie in der offenen Landschaft der Braunlehmböden, der Rankerböden Guadarramas vor. Sie wurde in Bulgarien, Peloponnes und Korsika gesammelt.

Eueremaeus intermedius dürfte eine meridionale Art sein; sie bevorzugt trockene Standorte, kommt in Mitteleuropa auch mit *Eueremaeus oblongus* in Mauermoosen vor; in Österreich (Osttirol) und Zentralspanien habe ich sie in extrem trockenen Böden (Braunlehm- und Sierosemböden) in karger Streu festgestellt. Dürfte weit nach Süden reichen.

Eueremaeus travéi ist bisher nur aus extrem xerothermen Böden bekannt; lebt in Moosen, pflanzlichen Abfällen und morschem Holz.

Eueremaeus kühnelti ist aus xerothermen Böden bekannt; bevorzugt karge, trockene Streu.

Wenn wir die hier angeführten Ergebnisse in einer Tabelle zusammenfassen, bekommen wir folgendes Bild:

Tabelle 2

Ökologische Verteilung der Gattungen *Eremaeus* und *Eueremaeus*

Name der Art	Standorte			ö. V.
	offene Landschaft	Wälder	Waldränder	
Eremaeus hepaticus	—	+	+	eurytop
Eremaeus magnus	+	—	—	xerophil
Eueremaeus oblongus	+	—	+	xerophil
Eueremaeus silvestris	—	+	+	hygrophil
Eueremaeus valkanovi	+	selten	+	xerophil
Eueremaeus intermedius	+	—	+	xerophil
Eueremaeus travei	+	—	—	xerophil
Eueremaeus kühnelti	+	—	—	xerophil

Über die Verbreitung der Gattungen *Eremaeus* und *Eueremaeus* in Spanien verweise ich auf meine diesbezügliche Arbeit (Mihelčič, im Druck in Madrid).

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird vor allem die geografische Verbreitung und das ökologische Verhalten der Gattungen *Eremaeus* und *Eueremaeus* behandelt.

Die beiden Gattungen leben in ganz Europa. Nur von Westeuropa fehlen uns bisher jegliche Berichte über das Vorkommen der genannten Gattungen. Über Osteuropa ist nur weniges bekannt. Wir wissen nur, daß sie dort vorkommen.

Es macht den Eindruck, daß die beiden Gattungen mehr meridionalen Charakter haben; die Mehrheit der Arten stammt aus Südeuropa. Jedoch reichen manche tief bis ins Mitteleuropa, vielleicht gar ins Nordeuropa hinein. Auch überwiegt mehr der xerophile Charakter.

Die meisten Arten bevorzugen freie Landschaft und begnügen sich mit kargem Bodenbelag. Vielleicht ist das ein Zeichen des Steppentieres. Nur wenige kommen in den Wäldern vor, sind aber mit Ausnahme einer Art (*Eueremaeus silvestris*) auch in der freien Landschaft mit karger Bodenbedeckung gefunden worden (*Eremaeus hepaticus* in Spanien und Bulgarien).

Schrifttum

Dalenius, P.: The Oribatifauna of South Sweden with remarks concerning its ecology and zoogeography. Kung. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh. **20**, 3 (1950) 30—48.

Forsslund, K.-H.: Schwedische Oribatei (Acari) I. Ark. Zool. 34, A., **10** (1942) 1—11.

— Studier över det lägre djurlivet i nordsvensk skogmark. Medd. Stat. Skogsforsöksanst., **34**. 1 (1943) 1—283.

Franz, H.: Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **107** (1943) 1—552.

Karppinen, E.: Die Oribatidenfauna einiger Schlag- und Brandflächen. Suonen Hyönt. Aik. (Annales Entom. Fen.) **23** (1957) 181—263.

Kunst, M.: Bulgarische Oribatiden (Acarina) I. Univ. Car., Biologica **3** (1957) 133—165.
— Bulgarische Oribatiden (Acarina) III. Acta Univ. Car., Biologica **1** (1959) 51—74.
Kühnelt, W.: Bodenbiologie, Herold, Wien 1950.
Mihelčič, F.: Beitrag zur Kenntnis der Oribatei und Collembolen der Humusböden. Arch. Zool. Ital. **37** (1952) 93—105.
— Ein Beitrag zur Kenntnis der Bodenfauna Kärntens. Carinthia II, **143** (1953) 105—114.
— Oribatiden der Iberischen Halbinsel. Zool. Anz. **155** (1955).
— Oribatiden Südeuropas. Zool. Anz. **159** (1957).
— Die Oribatiden Zentralspaniens. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **97** (1957 a) 14—26.
— Zoologisch-systematische Ergebnisse der Studienreise von H. Janetschek und W. Steiner in die spanische Sierra Nevada 1954. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **167** (1958) 35—57.
— Contribucion al conocimiento de los Oribatido higrofilos. An. Edaf. Fisiol. Veget. **17** (1958) 853—889.
— Ein Beitrag zur Systematik der Gattung *Eremaeus* C. L. Koch 1836 (im Druck).
Rajski, A.: Studium ekologiszno-faunistyczno nad mechovcami (Acari, Oribatei) v kilku zespolech roślinnych I. Pozn. tov. przyjacio nauk. **25** (1961) 1—160.
Riha, G.: Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Ökol. u. Geogr. **80** (1951) 189—450.
Sellnick, M.: Hornmilben, Oribatei. Brohmer **3** (1929 u. 1960) Lief. 4.
Schweizer, J.: Die Landmilben des schweizerischen Nationalparkes, 3. Teil, Sarcoptiformes. Ergeb. wiss. Unters. schweiz. Nationalparkes **5** (Neue Folge) (1956) 215—377.
Strenzke, K.: Microfauna du sol de l'Eque Grönland. Arachnides I, Actual. scientif. et industr. (1955) 1—80.
Tarras-Wahlberg, N.: The Oribatei of Central Sweden Bog an their Environment. Oikos Suppl. 4 (1961).
Tuxen, S. L.: Die zeitliche und räumliche Verteilung der Oribatiden-Fauna (Acar.) bei Maelifell. Nordisl. Entom. Jahrb. 23 (1943).
Weis-Fogh, T.: Ecological investigacions on mites and collemboles in the soil. Natura Jutlandica **I** (1948) 139—253.
Willmann, C.: Moosmilben (Oribatei). Tierwelt Deutschlands 22 (1932).

Maro lepidus n. sp., eine neue Spinnenart aus der Gattung *Maro* Cambr. 1906 (Familie *Linyphiidae*)

Von

Herbert Casemir[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 8. November 1962)

In meiner Arbeit „Einige für Deutschland neue und seltene Spinnenarten" (Zool. Anz. Bd. 166, Heft 5/6, 1961) beschrieb ich unter dem Namen *Maro lepidus* n. sp. eine für die arachnologische Wissenschaft neue Art aus der Familie *Linyphiidae* (Gattung *Maro* Cambridge 1906). Die Art wurde nach einem einzigen ♀ beschrieben, das ich am 10. 7. 1959 im nassen Sphagnum des Hohen Venns in der Eifel gefunden hatte.

[1] Herbert Casemir, Hüls/Krefeld, Lerchenstr. 3.

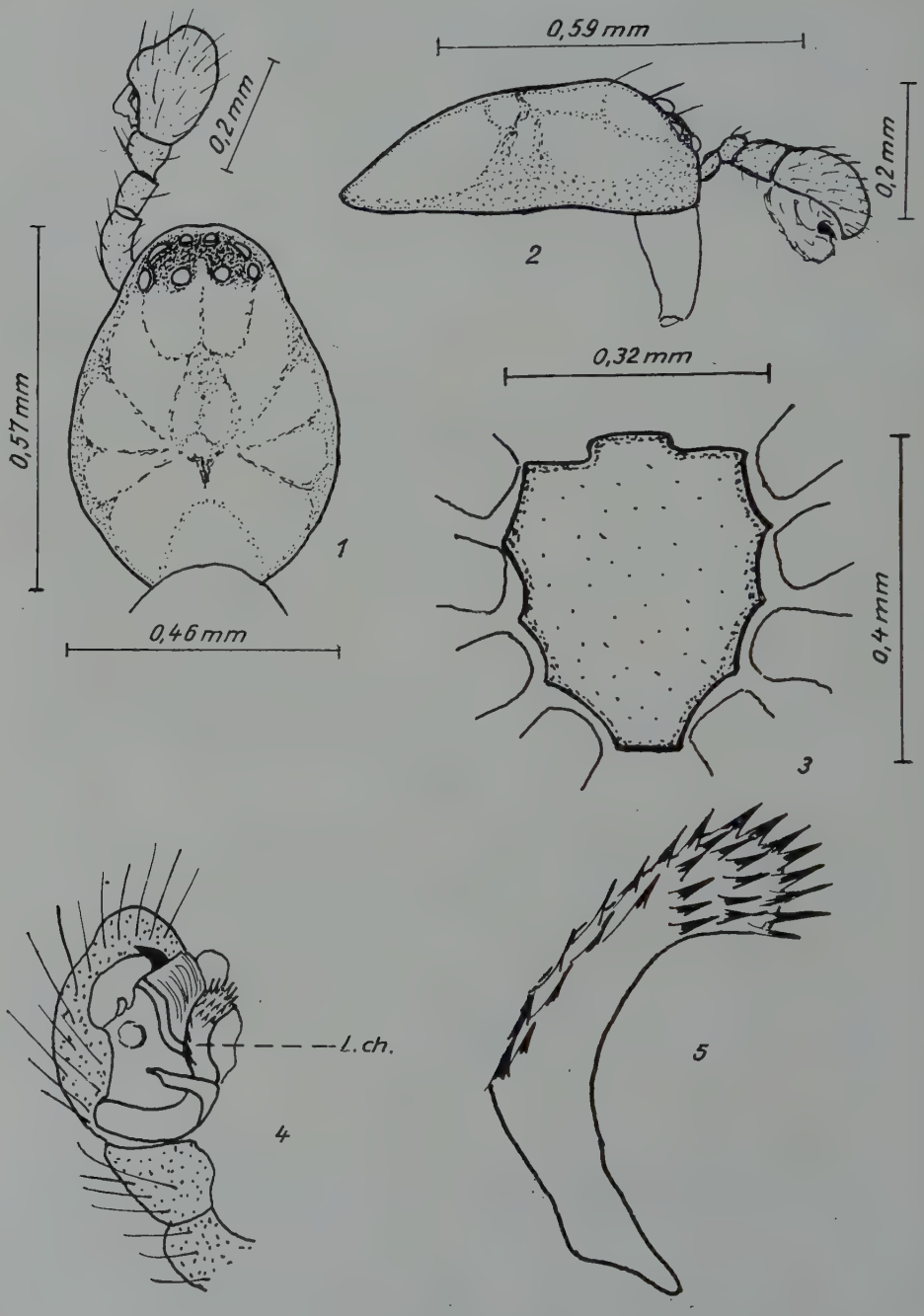
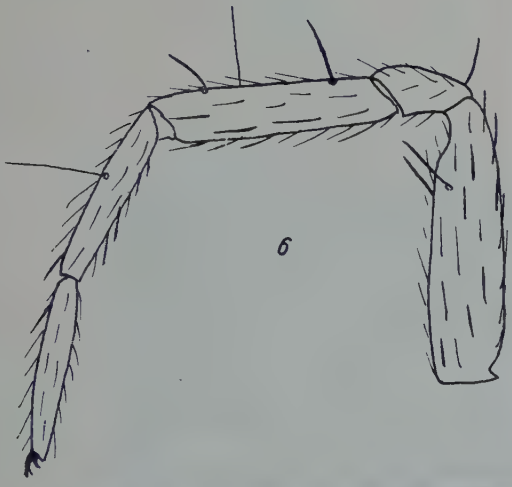


Abb. I. *Maro lepidus* n. sp. ♂ — 1. Ceph. von oben (80×). 2. Ceph. von der Seite (80×). 3. Sternum (80×). 4. Rechter Taster, Außenseite (125×). 5. Lamella characteristica d. r. Tasters (500×). 6. Erstes Bein (80×). 7. Viertes Bein (80×). 8. Fot. Bild d. Lam. char. d. r. Tasters. 9. *Maro lepidus* n. sp. ♀ — Fot. Bild der Vulva

7



6

8

9

Abb. H. *Maro minutus* Cambr. ♂ — 1. Rechter Taster, Außenseite (125×). 2. Lamella characteristica d. r. Tasters (500×). 3. Fot. Bild d. Lam. char. d. r. Tasters

Im Laufe der letzten Jahre habe ich dann ein weiteres ad. ♀ am 8. 8. 1961, zwei ♀♀ am 12. 6. 1962 und 5 ♀♀ am 18. 10. 1962 gefangen. Alle Tiere wurden aus feuchtem, bis nassem, leicht beschattetem Sphagnum erbeutet, und zwar in drei verschiedenen Biotopen des Hohen Venns, die sich in ihrer Struktur und Vegetationsdecke nur wenig unterscheiden (Lammersdorfer Venn, Hatzevenn bei Konzen, Vennausläufer bei Mützenich). Die Tiere wurden beim Sieben nassen Sphagnums, das muldenförmige Vertiefungen des Hochmoorgeländes ausfüllt und von wenig Gräsern und licht stehenden Jungfichten nur leicht beschattet ist, gesammelt.

In diesem Jahre nun (1962) gelang mir auch der Fang der ersten ad. ♂♂ dieser neuen Art, und zwar 1 ♂ am 12. 6. 1962 (zusammen mit den beiden ♀♀ desselben Tages), ein ♂ am 13. 8. 1962 (ohne ♀) und zwei weitere ♂♂ am 18. 10. 1962, zusammen mit 3 ♀♀ aus dem gleichen Biotop des Lammersdorfer Venns.

Die ♂♂ der neuen Art gleichen in Größe, Färbung, Augenstellung, Bestachelung der Beine usw. den ♀♀, so daß sich eine genaue Beschreibung der ♂♂ erübrigt. Ich verweise auf die Beschreibung des ♀ in oben angegebener Arbeit; die hier gemachten ausführlichen Angaben gelten in gleicher Weise für das ♂.

Beine des ♂ (Maße in mm). Beinformel: 4,1,2,3

	Fem.	Pat.	Tib.	Met.	Ta.	Ges. Länge	Ges. Länge ♀
I	0,46	0,17	0,37	0,32	0,29	1,61	1,48
II	0,40	0,16	0,32	0,29	0,27	1,44	1,36
III	0,36	0,16	0,26	0,26	0,22	1,26	1,23
IV	0,48	0,16	0,41	0,34	0,28	1,67	1,63

Die Totallänge des ♂ beträgt 1,60 mm, wovon auf den Ceph. 0,57 mm, auf das Abd. 1,03 mm entfallen. (Totallänge des ♀ 1,65 mm; Ceph. 0,57 mm, Abd. 1,08 mm.)

Wichtig für die Artdiagnose ist die Stellung des Becherhaares auf dem Metatarsus der Beine 1 bis 3. Als Bruch angegeben für *Maro lepidus* 0,42 beim ♂, 0,45 beim ♀. Bei der nah verwandten Art *Maro minutus* Cambr. ist diese Zahl 0,35 bis 0,38 (Wiehle 1956, Locket/Millidge 1953, Verfasser).

Der Taster des reifen ♂ zeigt bei *Maro lepidus* wenig und schwer zu erkennende typische Merkmale, so daß es schwierig und erst nach genauer mikroskopischer Untersuchung möglich ist, die Art (im männlichen Geschlecht) von der im Habitus gleichen Art *Maro minutus* zu unterscheiden. Beide Arten, *Maro lepidus* und *M. minutus*, kommen außerdem auch in den gleichen Moorbiotopen des Hohen Venns vor. *M. lepidus* scheint dabei sehr nasse, offene Sphagnumpolster zu bevorzugen. Während die ad. ♀♀ beider Arten, obwohl gleich im Habitus, sich im Bild der Epigyne und im Bau der Vulva klar unterscheiden und ihre Artzugehörigkeit dadurch schnell und sicher festzustellen ist, bereitet die Unterscheidung der ad. ♂♂ und ihre Artdetermination auf Grund des sehr ähnlichen Tasterbaues größere Schwierigkeiten. Bei nur oberflächlicher Betrachtung des Tasters der reifen ♂♂ beider Arten sind Unterschiede nicht festzustellen. Erst eine eingehende mikroskopische Untersuchung der Tastereinzelteile läßt erkennen, daß es nur die Form der Lamella characteristica ist, durch die die Artzugehörigkeit einwandfrei gekennzeichnet ist. Auch bei anderen Gattungen aus der Familie *Linyphiidae*, z. B. *Agyneta*, *Meioneta* und *Lepthyphantes*, ist eine Artdiagnose der ♂♂ mit Sicherheit meist nur auf Grund des unterschiedlichen Baues der Lamella characteristica möglich.

Die Lam. char. zeigt bei beiden Arten, bei *M. lepidus* und *M. minutus*, in ihrer Form und in ihrer Bestachelung deutliche und damit artkennzeichnende Merkmale, die aus den beigefügten Abbildungen zu ersehen und zu erkennen sind. In der Abbildung 1 bringe ich zu den Teilbildern des ♂ zusätzlich auch ein fotogr. Bild der weiblichen Vulva, das in die oben erwähnte Arbeit bei der Beschreibung des ♀ noch nicht aufgenommen werden konnte.

Als Begleitarten (Sommer- und Winteraspekt) sind in den gleichen Biotopen folgende sphagnophile Spinnenarten festgestellt worden:

Pirata uliginosus Thor.
Trochosa spinipalpis Cambr.
Theonoë minutissima Cambr.
Robertus arundineti Cambr.
Antistea elegans Blackw.
Hilaira excisa Cambr.
Drepanotylus uncatus Cambr.
Hillhousia misera Cambr.
Sintula corniger Blackw.
Agyneta cauta Cambr.
Centromerus arcanus Cambr.
C. dilutus Cambr.
C. levitarsis Sim.
Gongylidiellum vivum Cambr.
G. latebricola Cambr.
Tapinocyba pallens Cambr.
Metopobactrus prominulus Cambr.
Notioscopus sarcinatus Cambr.
Pocadicnemis pumila Blackw.
Silometopus elegans Cambr.
Trachynella nudipalpis Westr.
Cornicularia kochi Cambr.
Wideria melanocephala Cambr.
Ceratinella brevipes Westr.

Die bisher erbeuteten 4 ad. ♂♂ und 9 ad. ♀♀ der Art *Maro lepidus* n. sp. stammen alle aus dem lebenden Sphagnetum des Hohen Venns der Eifel und befinden sich in meiner Sammlung.

Schrifttum

Casemir, H.: Einige für Deutschland neue und seltene Spinnenarten. Zool. Anz. **166**, 5/6 (1961).

Locket/Millidge: British Spiders. Vol. **II**, London 1953.

Wiehle, H.: Spinnentiere oder *Arachnoidea* (*Araneae*). 28. Fam.: *Linyphiidae*. In Dahl: Die Tierwelt Deutschlands, 44. Teil, Jena 1956.

Aus dem Zoologischen Garten Prag
(Direktor: Dr. Z. Veselovský)

Über nordchinesische Leoparden, besonders über den Namen *Panthera pardus japonensis* (Gray 1862)

Von

L. J. Dobroruka[1]

Mit 6 Abbildungen

(Eingegangen am 18. April 1962)

Bei der Benennung des nordchinesischen Leoparden begegnen die Spezialisten vielen Schwierigkeiten. Um den richtigen Namen zu wählen, mußten wir

[1] Dr. L. J. Dobroruka, Zoo Prag, Prag 7.

zuerst nicht nur alle Beschreibungen wieder kritisch durchsehen und verwerten, sondern auch die Typen-Exemplare durchforschen. Bei dieser Arbeit, die in heutigen Tagen bei beschränkten Reisemöglichkeiten sehr schwierig ist, wurden mir hauptsächlich Herr Dr. J. DORST (Paris) und Herr Prof. Dr. K. ZIMMERMANN (Berlin) sehr behilflich. Ich danke deshalb an dieser Stelle den genannten Herren herzlichst. Weiter danke ich Herrn Dr. HEZOUČKÝ (Prag), der mir die Durchsicht von 48 Leopardfellen aus Südchina ermöglicht hat.

Im Jahre 1862 beschrieb GRAY einen langhaarigen Leoparden unter dem Namen *Leopardus japonensis*. Als Fundort wurde Japan angegeben, da das Fell dieses Leoparden durch Handel aus Japan gekommen ist. Die Beschreibung selbst ist nicht eindeutig, und ohne Abbildung des typischen Exemplars paßt sie fast auf alle Leoparden. Sie lautet: „Fur fulvous, paler beneath. Back and limbs ornamented with ovate or roundish unequal-sized black spots. The spots on the shoulders, back and sides converted into a ring by a single central spot of the same colour as a fur. Spots on the back and legs large, oblong, and transverse. Head with small, regularly disposed, black spots (the outer ones sometimes confluent into lines), and with a series of large black spots on each side of the back of the neck. Chest with a series of larger spots, forming a kind of neck-lace. Tail alongate, very hairy, spotted, paler, and with four black rings at the tip." Glücklicherweise ist eine Farbtafel beigefügt, wo ein dickschwanziger, ziemlich dunkel gefärbter Leopard abgebildet ist (Abb. 1). Der Typus ist heute nicht bekannt. SCHWARZ bezeichnete als Typus von *japonensis* ein Fell aus Kwantung, was aber nicht richtig war, wie auch schon POCOCK (1930) zeigte (siehe auch DOBRORUKA, im Druck). Dieses Fell gehört der hinterindischen Rasse, zeigt uns aber, daß die von GRAY beschriebene Form wirklich dunkel rötlichgelb gefärbt sein mußte. *Leopardus japonensis* Gray 1862 ist, wie schon oben gesagt, aus Japan gekommen. Da aber in Japan der Leopard niemals nachgewiesen wurde, bleibt der Fundort dieser Form vorläufig unsicher, trotz vielen Angaben verschiedener Autoren, die als den Locus typicus „wahrscheinlich Nordchina" angeben.

Die zweite Beschreibung des nordchinesischen Leoparden gab 1867 wieder GRAY. Er beschrieb und bildete einen Schädel aus den Bergen westlich von Peking ab und führte den Namen *Leopardus chinensis* ein.

Weitere Beschreibung mit einer genauen Lokalität gab MILNE-EDWARDS, der im Jahre 1867 aus der Umgebung von Peking die *Felis fontanierii* beschrieb. Auch dieser Beschreibung, die aber viel präziser ist als die des *japonensis* und auch Schädelmerkmale einschließt, sind Farbbilder eines Paares beigefügt. Leider sind diese Abbildungen gewissermaßen idealisiert, was ganz deutlich bei dem Vergleich des typischen Exemplars mit der Abbildung hervortritt (vgl. Abb. 2 u. 3).

Im Jahre 1907 beschrieb MATSCHIE nach zwei Fellen, die von der FILCHNER-Expedition aus Hsinganfou (Hinganfu) in Shensi gebracht wurden, einen neuen Leoparden und gab ihm den Namen *Panthera hanensis*. Dieser Leopard ist „ziemlich lang behaart, licht ockerfarbig, unten weiß".

Abb. 1. *Panthera pardus japonensis.* Abbildung des Typus' von *Leopardus japonensis* Gray 1862

Die letzte Beschreibung stammt aus dem Jahre 1930 von POCOCK. Dieser Autor beschrieb aus Shensi und Hupei *Panthera pardus bedfordi,* einen Leoparden, bei dem die Färbung als „tawny buff with no rusty hue on the back and in the centres of the rosettes which are merely a slightly darker shade than the interspaces" beschrieben wird.

Alle diese in Betracht kommenden Beschreibungen müssen wir jetzt kritisch betrachten, um den richtigen Namen für die nordchinesischen Leoparden aufzusuchen.

Zuerst vergleichen wir den *Leopadurs chinensis* Gray 1867 und *Felis fontanierii* Milne-Edwards 1867, die beide aus derselben Lokalität stammen. An den Schädeln von diesen beiden Leoparden sehen wir dieselben typischen Merkmale: die kurze Nasenpartie und in einer Kurve durchlaufende Profillinie der Nasalia, abgesehen davon, daß der Schädel von *chinensis* ein weiblicher Schädel ist. Die kleinen Unterschiede fallen in den Rahmen der Individualvariabilität. Deshalb müssen die beiden Namen als Synonyma betrachtet werden. Beide Beschreibungen wurden in demselben Jahre veröffentlicht. Da

aber der Name *chinensis* Gray schon in der Arbeit von MILNE-EDWARDS erwähnt wurde, tritt seine Priorität ganz klar hervor.

Weiter müssen wir wieder die zwei allopatrischen Formen vergleichen, und zwar *Panthera hanensis* Matschie 1907 und *Panthera pardus bedfordi* Pocock 1930. Schon ALLEN (1938) schrieb über die Möglichkeit, daß diese beiden Formen identisch seien. *P. p. bedfordi* wurde sehr ausführlich beschrieben und gut abgebildet. Wir müssen diese Form mit dem typischen Exemplar der *hanensis*-Form, das in dem Zoologischen Museum in Berlin aufbewahrt ist, vergleichen. Ich habe dort, durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr.

Abb. 2. *P. p. chinensis* ♂, Abbildung des Typus' von *Felis fontanierii* Milne-Edwards 1867

K. ZIMMERMANN, nicht nur den Holotypus und Paratypus MATSCHIES (Nr. A. 7607), sondern auch ein weiteres Fell dieser Form (Nr. 10 056) gefunden. Der Holotypus ist ein Balg, die Haare sind 30 mm lang, Grundfarbe „buff yellow" bis „apricot yellow" nach RIDGWAY oder „flavus 6/6—7/7" nach RABKIN (Abb. 4). Der Paratypus ist ein sehr junges Tier und ist noch etwas heller gefärbt. Die Haare sind über 40 mm lang. Das Fell Nr. 10056 stammt aus Tatsienlou und gehört einem erwachsenen, sehr schönen Exemplar. Die Haare sind über 40 mm lang und die Grundfarbe stimmt mit der des Holotypus überein. Die Grundfarbe von *P. p. bedfordi* Pocock soll „tawny buff with no rusty hue" sein, die Länge der Rückenhaare 1 bis 1½ in., d. h. 25 bis 37½ mm. Beim Vergleich aller dieser Außenmerkmale können wir ganz verantwortlich sagen, daß die allopatrischen *Panthera hanensis* und *Panthera pardurs bedfordi* identisch sind und daß die Namen *hanensis* und *bedfordi* als Synonyma angesehen werden müssen.

Und noch etwas tritt aus unseren Studien hervor: POCOCK (1930) und nachher auch ALLEN (1938) geben an, daß die Leoparden Nordchinas von solchen aus Südchina unterschiedlich sind. POCOCK trennte den Shensi-Leoparden

(*P. p. bedfordi*), und die Leoparden von Peking bis nach Südchina faßte er unter dem Namen *japonensis* zusammen. Er hat „no skins from the latitude of Pekin" vor sich gehabt, und so verglich er nur die Farbabbildungen von *Leopardus japonensis* Gray und *Felis fontanierii* Milne-Edwards. Das Resultat war: „Fortunately Gray published a coloured plate drown from this skin (verst. *japonensis*) and this agrees so closely with the colored plate of the environment of Pekin named *Felis fontanierii* by Milne-Edwards that then is not reasonable doubt of the racial identity of the two." Über die idealisierte Abbildung von *Felis fontanierii* habe ich schon gesprochen. Und die ganze Sache hat noch ein Häkchen: Pocock hatte in seinem Material ein Fell aus der Pekinger Um-

Abb. 3. *P. p. chinensis* ♂, Holotypus von *Felis fontanierii* (dasselbe Tier wie Abb. 2). Nach einem Farbdia von Dr. J. Dorst

gebung, aber er wußte nicht davon! Es war dasselbe Fell, das er in seiner Beschreibung von *P. p. bedfordi* abgebildet hat und bei dem er die Lokalität „? N. China" angegeben hat. Das Fell ist nach seinen eigenen Worten „one of the two refered to by Swinhoe (Proc. Zool. Soc. 1870, p. 4) and assigned by him to *japonensis* Gray" (Plate X in Pocock 1930). Und Swinhoe (1870) schreibt, daß „the skins before them was procured at Peking, and the animals was found wild on the western hills near Peking". — „. . . this Leopard differed from the southern race also in its long shaggy hair, in the greater amount of white about it, in its bushy tail, its pale colour, and in the confused massing together of the black spots and circles." Das zeigt aber klar, daß *japonensis* bei Swinhoe nicht nur mit *bedfordi* Pocock 1930 identisch ist, sondern auch die Tatsache, daß er auf Grund der Allopatrie und der übereinstimmenden Außenmerkmale auch mit *fontanierii* Milne-Edwards übereinstimmt. Um dieses Resultat zu bestätigen, war es nötig, den Typus von *Felis fontanierii*

Abb. 4. *P. p. chinensis* ♀, Holotypus von *Panthera hanensis* Matschie 1908. Aufn. L. J. Dobroruka im Zool. Mus. Berlin

Milne-Edwards zu überprüfen. Deshalb wandte ich mich an Herrn Dr. J. Dorst, der mir nicht nur eine ausführliche Beschreibung aller Merkmale, sondern auch ein farbtreues Diapositiv des Holotypus gesandt hat. Über die Grundfarbe schreibt Herr Dr. Dorst: „Le pelage entre ses taches est blanc jaunatre (forte décoloration)." Auf dem Farbdia ist die Grundfarbe „flavus 5/5" nach Rabkin, d. h. etwas heller als „buff yellow" bei Ridgway. Die Haare auf dem Rücken sind 40—45 mm lang. Das ganze Tier (siehe auch Abb. 3) entspricht mit diesen Merkmalen also völlig den Shensi-Leoparden *hanensis* oder *bedfordi,* im Gegenteil aber unterscheidet es sich deutlich von der Abbildung von *japonensis* Gray (Abb. 1).

Jetzt können wir also feststellen, daß *chinensis* Gray 1867, *fontanierii* Milne-Edwards 1867, *hanensis* Matschie 1907 und *bedfordi* Pocock 1930 Synonyma sind. Der Prioritätsregel nach ist der Name *chinensis* gültig, und der nordchinesische Leopard muß also *Panthera pardus chinensis* (Gray 1867)

heißen. Zu dieser Rasse gehört auch der Mandschu-Leopard, der in dem alten Zoologischen Garten in Berlin lebte und von LUDWIG HECK (1899) abgebildet, kurz beschrieben und richtig als *fontanierii* bestimmt wurde.

Was ist nun aber *Panthera japonensis* Gray 1862? Diese Form lebt nicht in Japan, wie in der Originalbeschreibung steht, aber auch nicht in Nordchina, wie mehrere Autoren vermuten. POCOCK (1930) hat seine drei Felle, die er als *japonensis* bestimmt hat, aus Kiu-Kiang in Zentral-China, südlich von Yang-tze erhalten. Die Farbe soll „rusty fulvous" und das Haar ungefähr 20 mm lang sein. ALLEN (1938) verwandte für die chinesischen Leoparden mit Ausnahme solcher aus den südlichsten Provinzen Kwantung und Fukien den Namen *fontanierii* und schreibt: „It is generally agreed that the leopard of North China is different from that of the south parts of the country, but the definition of such differences is not easy. Apparently, however, the northern animal has a longer winter pelage and averages somewhat paler, with less intense ochraceous background in the color of the pelt, a towny buff instead of the richer tone of the southern skins."

Ich habe von dieser südchinesischen Form mehrere Exemplare untersucht, nämlich: 1 ♂, 1 ♀ aus Hunan (im Zoologischen Garten Prag, Abb. 5), 1 ♀ aus Südchina (ibidem), 1 ♂ südlich von Yang-tze gefangen (Tierpark Berlin), 1 ♂, 1 ♀ aus Westszetschwan (Zool. Garten Leipzig) und 2 ♀♀, Nachwuchs von diesem Paar (Zool. Garten Liberec, Abb. 6), 1 Fell aus Tatsienlou (im Zool. Museum Berlin) und 1 Fell aus Tengyuen (= Töng-jue, im Zool. Museum Berlin), außerdem mehr als 40 Felle aus Kweitschou und Jünnan, welche durch Pelzhandel nach Prag gekommen sind. Ein weiteres Paar aus Hunan, das ich leider nur aus den Fotoaufnahmen kenne, lebt im Zool. Garten Bukarest. Im Tierpark Berlin habe ich noch 3 weitere Exemplare aus Nordvietnam gesehen, die ich auch zu dieser Form zähle. Wie mir Kollege FELIX, der für mich in Vietnam Angaben über Leoparden sammelte, mitgeteilt hat, kommen solche Leoparden in Nordwest-Tonkin, z. B. bei Lai-Chau vor, dagegen in Nordost-Tonkin, z. B. bei Lang-Son, treffen wir schon die kurzhaarige, dunkle und dünnschwanzige Form, die früher als *P. p. delacouri* Pocock 1930 bekannt war (DOBRORUKA, im Druck).[2]

Alle diese von mir untersuchten Tiere sind dunkler als die nordchinesischen Leoparden und die Farbe ist mehr rötlich. Die hellsten Tiere (einige Felle aus Kweitschou und Jünnan) sind „aurantiaco-flavus 6/6" nach RABKIN, d. h. „orange buff" nach RIDGWAY, die dunkelsten (z. B. das Leipziger Paar aus Westszetschwan und ihr Nachwuchs) „aurantiaco-flavus 8/10—9/11" nach RABKIN, d. h. „capuchine-yellow" bis „mars-yellow" bei RIDGWAY. Einige Felle aus dem Pelzhandel (Kweitschou und Jünnan) sind noch mehr rötlich, so daß wir den Farbton fast „orange rufous" nach RIDGWAY bezeichnen können. Das sind, meiner Meinung nach, Übergänge zu *P. p. sinensis* Brass. Das Haar ist 25 bis 40 mm lang, was sicher von der Jahresperiode abhängig ist, da bei dem Prager Weibchen dieser Rasse die Haarlänge zwischen 25 bis

[2] Der richtige Name muß *P. p. sinensis* Brass 1911 lauten.

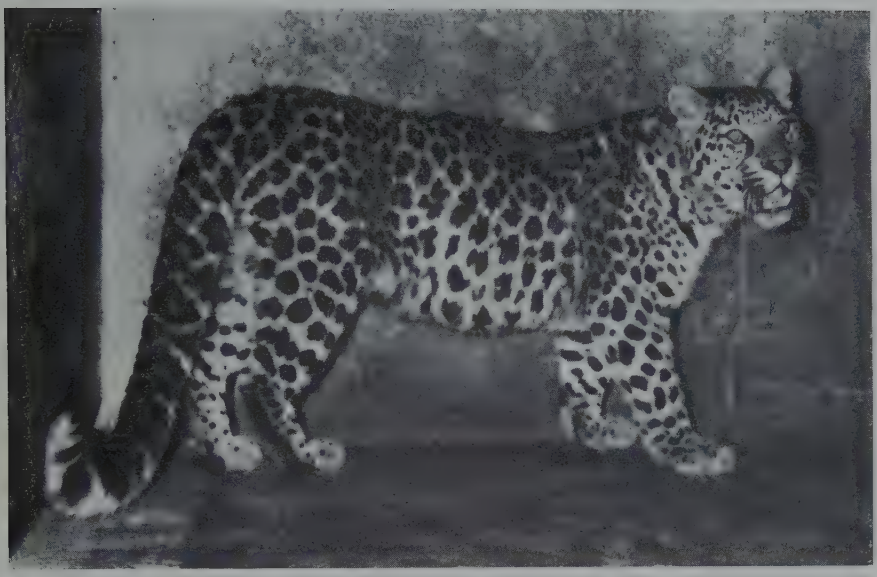


Abb. 5. *P. p. japonensis* ♂ aus Hunan (Zoo Prag). Aufn. L. J. Dobroruka

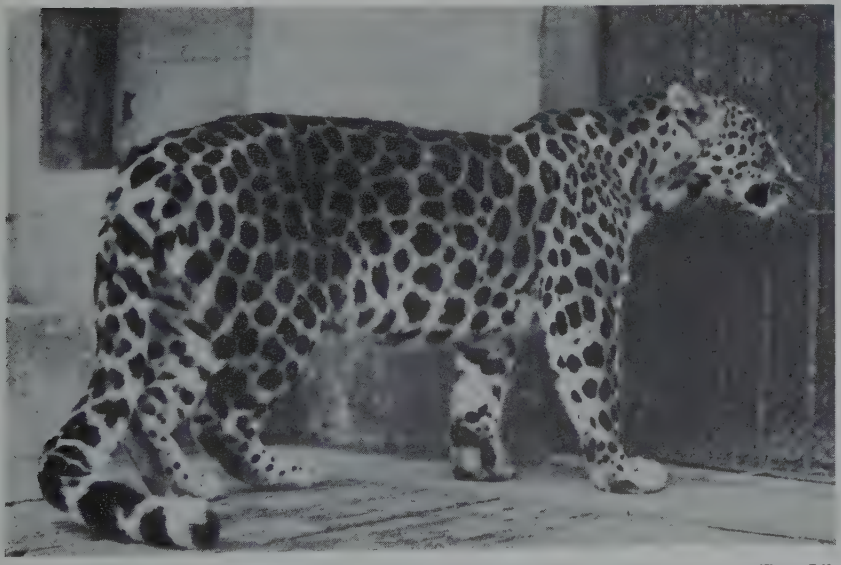


Abb. 6. *P. p. japonensis* ♀, Nachwuchs des Leipziger Paares aus Westszetschwan (Zoo Liberec). Aufn. L. J. Dobroruka

35 mm schwankt. Die Form und Muster der Flecken sind variabel, von zerbrochenen Rosettenflecken bis zu den dickrandigen Ringflecken, unterscheidet sich doch kenntlich von den der nordchinesischen Form, wie es aus den Abbildungen hervortritt. Beim Vergleich der Schädelmerkmale sehen wir, daß der

nordchinesische Leopard kleiner ist, mit abgerundetem Schädel. Durch diese Merkmale ist er mit dem Korea- und Amur-Leoparden, *P. p. orientalis* Schlegel, verwandt, der südchinesische Leopard nähert sich durch die Schädelmerkmale dem indischen *P. p. fusca* Meyer.

Als Terra typica designata müssen wir für diese Form China südlich von Yang-tze angeben, vor allem die Provinzen Kiangsi, Hunan, Kweitschou und Jünnan, von wo diese Form nach Nordwesten bis nach Szetschwan reicht, wo sie mit *P. p. pernigra* Hodgson und *P. p. chinensis* Gray grenzt. Nach Süden reicht das Areal dieser Rasse bis in Nordwest-Tonkin, wo sie der Rasse *P. p. sinensis* Brass begegnet. In den Berührungsgebieten können wir selbstverständlich auch Übergangsformen finden.

Schrifttum

Allen, G. M.: Mammals of China and Mongolia I. Amer. Mus. Nat. Hist. (1938).

Bonhote, J. L.: On two new Species of Cat from China. Ann. Mag. Nat. Hist (7) **11** (1903) 474—476.

Dobroruka, L. J.: Leoparden aus Hinterindien und den südlichsten Provinzen Chinas. Z. f. Säugetiere (im Druck).

Ellermann, J. R., and T. C. S. Morison-Scott: Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. London 1951.

Gray, J. E.: Description of some new species of Mammals. Proc. Zool. Soc. (1862) 261—263.

— Notes on the Sculls of the cats (Felidae). Proc. Zool. Soc. (1867) 258—277.

Heck, L.: Lebende Bilder aus dem Reiche der Tiere. Berlin 1899.

Jacobi, A.: Säugetiere. Zool. Ergebnisse der Walter Stötzerschen Expedition nach Szetschwan, Osttibet und Tschili. Abh. u. Ber. d. Mus. f. Tierkunde u. Völkerkunde Dresden **XVI**. 1, 2 (1923) 8.

Matschie, P.: Über chinesische Säugetiere, besonders aus den Sammlungen des Herrn Wilhelm Filchner. Ergebnisse der Exped. Filchner nach China u. Tibet 1903 bis 1905, **X**, 1 (1907) 288.

Milne-Edwards, A.: Recherches pour servir a l'histoire naturelle des Mammiféres. I—II, Paris 1867.

Pocock, R. I.: The Panthers and Ounces of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **34** (1930) 64 bis 82, 307—336.

Sowerby, A. de C.: The Naturalist in Manchuria. II. Tientsin 1923.

Swinhoe, R.: Exhibition of, and remarks upon, a skin of a Mantchurian Tiger and Chinese Leopard. Proc. Zool. Soc. (1870) 3—4.

— Zoological notes of a Journey from Canton to Peking and Kalgan. Proc. Zool. Soc. (1870) 427—451.

— Catalogue of the Mammals of China (South of the River Yangtsze) and of the Island of Formosa. Proc. Zool. Soc. (1870) 615—653.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter Nr. 1342 des Presseamtes beim Vorsitzenden des Ministerrates der Deutschen Demokratischen Republik
Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 62/63

Zoologischer Anzeiger

Band 170 März 1963 Heft 5–6

Zur Nomenklatur der Gallmilben (Acari: Eriophyidae)

Von

Herbert Weidner[1]

(Eingegangen am 24. Dezember 1962)

Mit vielen Hoffnungen auf eine Beruhigung der ständigen Namensänderungen in der Zoologie wurde von der Mehrzahl der Zoologen, denen an einer richtigen Nomenklatur der Tiere als eindeutiges internationales Verständigungsmittel gelegen ist, die neue auf dem XV. Internationalen Kongreß für Zoologie in London beschlossene Fassung der internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur erwartet. Leider wurde manche Hoffnung enttäuscht. Wurden doch nicht nur einige der den meisten Zoologen einleuchtenden und von ihnen sehr begrüßten Empfehlungen des XIV. Internationalen Kongresses für Zoologie in Kopenhagen nicht in dem erhofften Grad verwirklicht, sondern sogar eine neue Bestimmung aufgenommen, die neue Unsicherheiten in der Nomenklatur ganzer Tiergruppen heraufführen muß, wenn sie befolgt werden sollte. Es ist dieses die Verfügbarkeit eines nach den Prinzipien der binominalen Nomenklatur vor 1931 gegebenen und den Vorschriften von Artikel 11 g der Internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur entsprechenden Namens, der sich auf eine Indikation gründet, die „die Beschreibung der Lebensspur eines Tieres" darstellt, „auch dann, wenn diese nicht von einer Beschreibung des Tieres selbst begleitet ist" (Art. 16 a VIII). Diese Bestimmung mag vielleicht in der Paläontologie zu Recht bestehen, in der rezenten Zoologie kann sie nur Verwirrung stiften. Dieses gilt insbesondere für zahlreiche Tiere, deren Lebensspuren, Minen und Gallen, früher bekannt waren als ihre Erreger, die erst nach mühsamen Zuchten erhalten werden konnten. Es wurden daher die Lebensspuren solcher Tiere oft voreilig binär benannt. So sind z. B. viele Gallwespen und Gallmücken später bekannt geworden als ihre Gallen. War der Entdecker dieser Gallinsekten bescheiden, so hat er sie unter dem Artnamen beschrieben, unter dem ihre Gallen bereits beschrieben waren und vermied damit einschneidende nomenklatorische Änderungen. Legte er Wert auf seine Entdeckung, so gab er ihnen einen neuen Namen, oft ohne zwingenden Grund. Nach der früheren Fassung der Nomenklaturregeln gilt „ein Erzeugnis des Tieres, eine Lebensspur, ... auch in der Nomenklatur nicht als Teil oder Erscheinungsform des Körpers. Im Gegensatz zu dem Namen einer Larve gilt daher der für eine Galle, eine Fraßspur, eine Fährte oder einen Bau aufgestellte Name nicht für das Tier und tritt, auch wenn er älter ist, nicht an dessen Stelle" (Richter, S. 163).

[1] Professor Dr. Herbert Weidner, Zoologisches Staatsinstitut, Hamburg 13, Von-Melle-Park 10.

Priorität hatte also bis jetzt der Name, der bei der Beschreibung des Gallentieres gegeben wurde, die den Gallen vorher gegebenen Namen wurden Synonyme. Nach der neuen Fassung der Regeln erhält jetzt der den Gallen gegebene Namen Priorität. Die Holotype wird dann die Galle, an der man über die Stellung des Tieres im System und über Unterschiede von verwandten Arten keine Feststellungen machen kann. Es ist zu hoffen, daß die Gallen in den meisten Fällen nicht mehr vorhanden sind, so daß wenigstens der bisherige Holotypus nach Artikel 75 c 4 zum Neotypus erklärt werden kann. Es bedingen also die neuen Regeln allerlei v o l l k o m m e n u n n ö t i g e und unter Umständen die U n s i c h e r h e i t i n d e r N o m e n k l a t u r n u r m e h r e n d e A r b e i t e n, was gewiß nicht der Sinn der Nomenklaturregeln sein sollte.

Bei den Gallwespen werden sich die Umbenennungen der üblichen Namen in mäßigen Grenzen halten. Wieweit Umbenennungen bei den Gallmücken nötig sind, kann ich z. Z. nicht übersehen. Bei den deutschen G a l l m i l b e n aber wird die Anwendung dieser Regeln ein nomenklatorisches Chaos hervorrufen, noch dazu, weil von den gut 50 betroffenen Gallmilbenarten die meisten bekannte Pflanzenschädlinge sind.[2]

Der Grund dafür ist folgender: Die Gallmilben wurden wegen ihrer Kleinheit erst verhältnismäßig spät entdeckt, während die von ihnen hervorgerufenen Gallen schon lange bekannt waren. Man verkannte zuerst ihr Wesen und beschrieb sie (Peerson 1797) als Pilze, die man als *Phylleriaceae* bezeichnete, zu denen man aber außer Milbengallen auch echte Pilze, z. B. *Taphrina aurea* Fries zählte. Man benannte die Gallen binär. Als Gattungsnamen waren für abnorme Haarbildungen *Phyllerium* und *Erineum*, für hornförmige und sack- oder taschenförmige Beutelgallen *Ceratoneon* bzw. *Cephaloneon* und für Blattrandrollungen *Legnon* im Gebrauch. Auch nachdem Fée 1834 bereits auf die Entstehung von einigen *Erineum*-Arten durch tierparasitischen Einfluß auf die Pflanze hingewiesen hatte, behielt man diese Gallennamen bei, ja man führte gelegentlich sie bis in die neuste Zeit auch neben den Namen der sie erzeugenden Gallmilben an, so daß man diese alten „Pilznamen" der Milbengallen nicht als vergessene Namen ansprechen kann.

Eine wirkliche Beschreibung der Gallmilben wurde erst von Nalepa begonnen, so daß mit seinen grundlegenden Werken die eigentliche Eriophyiden-Taxionomie und Nomenklatur beginnt. Vor ihm waren nur ganz wenige Gallmilben als solche erkennbar beschrieben worden. Neuere Untersuchungen, besonders die umfangreichen und gründlichen von H. H. Keifer, haben eine wohlbegründete Aufteilung der großen Gattung *Eriophyes* in mehrere Gattungen nötig gemacht. Die auf der Morphologie der Milben beruhende Einteilung der Gallmilben in Gattungen deckt sich aber in keiner Weise mit den „Pilzgattungsnamen" der Milbengallen, da verwandte Milbenarten ganz verschieden aussehende Lebensspuren auf ihren Futterpflanzen zurücklassen können. Eine Übertragung dieser alten Namen auf die Gattungen, wie sie die moderne

[2] Eine Zusammenstellung der Gallennamen und der Namen der Gallmilben findet man bei Schlechtendal 1883, Nalepa 1928 und Oudemans 1937.

Forschung erkennen läßt, ist also vollkommen unmöglich und sinnlos. Sie müssen daher unterdrückt werden. Aber auch die alten Artnamen sind nicht zu gebrauchen. Der Typus für sie ist die Galle. Man kennt aber noch nicht den Erreger von vielen Gallen mit voller Sicherheit, so daß durch die Kennzeichnung der Galle allein die Art des Erregers nicht festgelegt ist, was immer der Fall ist, wenn zwei oder mehr Gallmilbenarten eine Galle bewohnen. Man würde also durch die Festlegung des Artnamens durch die Beschreibung der Galle nur den wirklichen Stand unserer Kenntnisse verschleiern und die Weiterforschung eher behindern als fördern.

Ich glaube, daß die Mehrzahl, wenn nicht alle Acarologen, die die Problematik der Eriophyiden-Taxionomie und ihre Geschichte kennen, mit mir darin übereinstimmen werden, daß als Grundlage für die Eriophyiden-Nomenklatur nur die Arbeiten NALEPAs dienen können, etwa seine große Monographie von 1911, in der auch alle nomenklatorischen Schwierigkeiten eingehend diskutiert werden. Sie ist für die Eriophyidae das, was LINNÉs Systema naturae für die übrigen Tiere ist. Da aber die Möglichkeit besteht, daß von Leuten, die die Nomenklatur um ihrer selbst willen betreiben zu müssen glauben, mit dem Schein des Rechts der Versuch gemacht werden könnte, die Gültigkeit der alten „Pilznamen" für die Milbengallen durchzusetzen und dadurch eine heillose Verwirrung für Jahrzehnte hervorgerufen werden könnte, so bitte ich hiermit die Deutsche Zoologische Gesellschaft, bei der Internationalen Nomenklaturkommission sich dafür einzusetzen, daß wenigstens die Gattungsnamen *Erineum, Phyllerium, Ceratoneon, Cephaloneon* und *Legnon* und alle damit verbundenen Artnamen auf die Liste der „rejected names" gesetzt werden. Ganz besonders dringend spreche ich diese Bitte auch im Namen der praktischen Zoologen aus, die den ständigen Änderungen der Tiernamen vollkommen verständnislos gegenüberstehen. Es bahnen sich dort immer mehr die Bestrebungen an, die ständig schwankenden wissenschaftlichen Namen durch international verabredete common names für die Schädlinge zu ersetzen. Diese der Einheit der zoologischen Wissenschaft nicht gerade förderlichen Bestrebungen sind nur zu bedauern, aber verständlich, wenn nicht bald eine Beruhigung der wissenschaftlichen Nomenklatur durch Regeln, die von längerem Bestand sind, eintritt.

Schrifttum

NALEPA, A.: Eriophyiden, Gallmilben. In RÜBSAAMEN, E., und H. HEDICKE: Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. **1** (1911) 167—293.

— Neuer Katalog der bisher beschriebenen Gallmilben, ihrer Gallen und Wirtspflanzen. Marcellia **25** (1928) 67—183.

OUDEMANS, A. C.: Kritisch Historisch Overzicht der Acarologie III (1805—1850) C (1937) 1264—1340.

RICHTER, R.: Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln. Frankfurt a. M. 1948.

SCHLECHTENDAL, D. H. R. v.: Übersicht der bis zur Zeit bekannten mitteleuropäischen Phytoptocecidien und ihrer Litteratur. Z. f. Naturw. **55** (1883) 480—561.

Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, beschlossen vom XV. Internationalen Kongreß für Zoologie. Deutscher Text. Frankfurt a. M. 1962.

Aus dem Phyletischen Museum der Universität Jena
(Direktor: Prof. Dr. M. Gersch)

Die Bedeutung der Chilopodenmorphologie für die Subcoxaltheorie

Von

Horst Füller[1]

Mit 5 Abbildungen

(Eingegangen am 17. November 1962)

Es gibt kaum eine Theorie, die auf unsere Vorstellungen vom Bau des Insektenthorax einen nachhaltigeren Einfluß ausgeübt hat, als die auf Heymons zurückgehende Subcoxaltheorie. In ihrer von Snodgrass (1927, 1935) und Weber (1928, 1933) formulierten klassischen Form diente sie zur Interpretation zahlloser anatomischer Fakten und regte sie zugleich immer wieder neue Untersuchungen über den Insektenrumpf an. Danach sind die Sklerite der Pleuralregion als Derivate eines ursprünglichen Basalgliedes (Subcoxa) der Extremität zu deuten, das zwischen primärem Tergum und Sternum artikulierte und im Verlauf der Phylogenese in die Rumpfwand eingegliedert wurde. Nachdem Ferris (1940) die Existenz eines primären Sternums bezweifelt und die belgischen Morphologen Carpentier und Barlet auf Grund ihrer Apterygotenstudien die Gültigkeit der klassischen Subcoxaltheorie in Frage gestellt hatten, versuchte Weber (1952), seine alte Theorie mit den Ansichten von Ferris, Carpentier und Barlet zu einer „modifizierten Subcoxaltheorie" zu vereinigen, nach der auch das Sternum ein Derivat der primär jeweils in zwei Ringe (Anapleurum und Katapleurum) gegliederten und median verschmolzenen Subcoxen darstellt. Unter Berücksichtigung der neuesten Literatur diskutierte Gouin (1959) den gesamten Fragenkomplex, wobei er eine Synthese der Theorie Webers mit den neueren Ansichten von Carpentier und Barlet vorschlägt. In einer weiteren zusammenfassenden Darstellung unternahm schließlich Matsuda (1960) den Versuch, von der Subcoxaltheorie ausgehend, die Sklerite der Sternopleuralregion zu homologisieren. Es finden sich so in der neueren Literatur verschiedene Ansichten über die morphologische Deutung der Sternopleuralregion des Insektenthorax nebeneinander, ohne daß eine der Theorien bislang für sich das Recht beanspruchen könnte, ein wahrheitsgetreues Abbild des Evolutionsgeschehens zu geben.

Ein Hauptgrund für die großen Schwierigkeiten bei der morphologischen Deutung der Sternopleuralregion dürfte sicher darin liegen, daß die überwiegende Mehrzahl aller Arbeiten sich bisher nur mit den anatomischen Verhältnissen der Insekten selbst beschäftigte. Bei der klassischen Subcoxaltheorie und ihren neueren Varianten handelt es sich aber um evolutionistische Theorien, die eine Erklärung für die stammesgeschichtliche Entstehung des Insektenbauplans

[1] Dr. Horst Füller, Phyletisches Museum, Jena.

geben wollen und damit über die Gruppe der Insekten hinausweisen. Man sollte dementsprechend annehmen, daß eine Lösung des vieldiskutierten Problems leichter möglich ist, wenn die Rumpfstruktur anderer Arthropodengruppen analysiert und mit jener der Insekten verglichen wird. Überblickt man die außerordentlich umfangreiche Literatur, so ergibt sich jedoch, daß von den neueren Autoren nur CARPENTIER und BARLET (1959) über die Betrachtung der Insekten selbst hinausgingen und verschiedene Crustaceen untersuchten. In Anbetracht des neuerdings wieder diskutierten und noch weitgehend ungelösten „Polyphylie-Problems" der Arthropoden (TIEGS 1947, TIEGS u. MANTON 1958, SIEWING 1960, FÜLLER 1963) dürfte aber einer Analyse der nächsten Insektenverwandten innerhalb der Tracheaten wesentlich größere Bedeutung zukommen.

Es überrascht, daß bei der morphologischen Deutung der Sternopleuralregion des Insektenthorax die anatomischen Verhältnisse der Chilopoden bisher gar nicht berücksichtigt wurden, obwohl WEBER (1952) selbst ausdrücklich betonte, daß eine Entscheidung über die modifizierte Subcoxaltheorie nur bei Berücksichtigung der Myriapoden möglich ist. Man kann diese Äußerung dahingehend erweitern, daß bei näherer Kenntnis der Myriapoden, insbesondere aber der Chilopodenorganisation nicht nur über die Annehmbarkeit dieser einen Theorie entschieden werden kann, sondern mit großer Wahrscheinlichkeit der Schlüssel zur Lösung des ganzen Problems gegeben ist.

Nachdem kürzlich in einer umfangreicheren vergleichenden Untersuchung das Skelettmuskelsystem des Chilopodenrumpfes beschrieben wurde (FÜLLER 1963), soll nunmehr geprüft werden, ob der Bau des Chilopodenrumpfes im Sinne der Subcoxaltheorie oder einer ihrer Varianten interpretiert werden kann. Falls dies nicht der Fall ist, wäre auf Grund der phylogenetisch engen Beziehungen beider Tiergruppen auch für die Insekten die Gültigkeit der Theorie in Frage gestellt.

Da das Skelettmuskelsystem des Rumpfes bei den verschiedenen Chilopodengruppen sehr unterschiedlich beschaffen ist, war von vornherein klar, daß eine Entscheidung über die Gültigkeit der Subcoxaltheorie nur bei Kenntnis aller vier Chilopodenordnungen möglich ist. Die folgenden Betrachtungen stützen sich demnach auf eine Analyse der Organisation von *Geophilus longicornis* LEACH (Geophilomorpha), *Cryptops hortensis* LEACH (Scolopendromorpha), *Lithobius forficatus* (L.) (Lithobiomorpha) und *Scutigera coleoptrata* (L.) (Scutigeromorpha). Wesentlich erscheint weiterhin, daß eine isolierte Betrachtung der Integumentstruktur zwar bereits Hinweise für eine morphologische Deutung der Sternopleuralregion geben kann, daß sich aber erst bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Muskeltopographie eine Entscheidung über die Gültigkeit der Subcoxaltheorie fällen läßt.

Beim Vergleich der in Abbildung 1 zusammengestellten Abbildungen typischer Rumpfsegmente ergibt sich, daß die Sternopleuralregion der vier Chilopodenordnungen recht unterschiedlich beschaffen ist. Diese Unterschiede betreffen vor allem die Pleuralregion, während im sternalen Bereich etwas größere Übereinstimmung herrscht. Grundsätzlich sind bei den vier untersuchten

Chilopodenarten immer kräftige Sternite vorhanden, deren relative Größe jedoch in der Reihenfolge *Geophilus, Cryptops, Lithobius, Scutigera* abnimmt. Es gibt keinerlei Hinweise dafür, daß bei den Chilopoden die Sternite sekundär durch Verschmelzung „subcoxaler" Extremitätenglieder entstanden sein könnten. Sie sind vielmehr gerade bei den Geophilomorphen und Scolopendromorphen, die auf Grund der Struktur des gesamten Skelettmuskelsystems als ursprüngliche Formen betrachtet werden müssen, am stärksten ausgebildet.

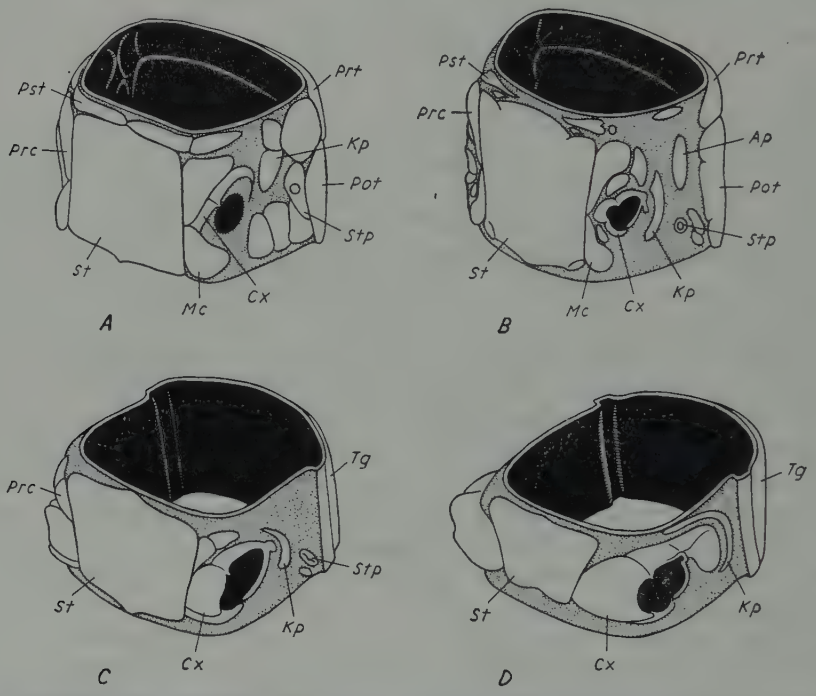


Abb. 1. Laufbeinsegmente der Chilopoden schräg von ventral. *A Geophilus longicornis, B Cryptops hortensis, C Lithobius forficatus, D Scutigera coleoptrata. Ap* Anopleurit, *Cx* Coxa, *Kp* Katopleurit, *Mc* Metacoxale, *Pot* Posttergit, *Prc* Praecoxale, *Prt* Praetergit, *Pst* Praesternit, *St* Sternit, *Stp* Stigmapleurit, *Tg* Tergit

Von besonderer Bedeutung erscheint in diesem Zusammenhang die Feststellung, daß bei Geophilomorphen und Scolopendromorphen im Bereich der Sternalregion noch ein relativ geschlossener Hautmuskelschlauch vorhanden ist, der in vielfältiger Hinsicht jenem Grundschema der Muskelanordnung entspricht, das man auf Grund vergleichender Studien von der „Stammform" der Chilopoden entwerfen kann (FÜLLER 1963). So sei insbesondere darauf hingewiesen, daß bei *Geophilus* die großen Sternite von einer mächtigen, fast geschlossenen Längsmuskelschicht überzogen werden, die mit ihren intersegmentalen Insertionen an bindegewebigen Myosepten sicherlich primäre Verhältnisse zeigt (Abb. 2). Es erscheint undenkbar, daß sich bei sekundärer Entstehung der Sternite durch Verschmelzung von „subcoxalen" Extremitätengliedern eine

solche geschlossene Längsmuskelschicht mit primärer, vom Integument unabhängiger Insertionsweise herausbildet. Bereits auf Grund dieses einen Faktums erweisen sich sowohl FERRIS Ansicht vom „Mythus eines primären Sternums" wie auch WEBERS modifizierte Subcoxaltheorie als unhaltbar.

Auch die Beschaffenheit des Muskelsystems der Scolopendromorphen weist darauf hin, daß die Ausbildung großer Sternite bei den Chilopoden ein Primitivmerkmal darstellt. So ist bei *Cryptops hortensis* zwar die ventrale Längsmuskulatur gegenüber *Geophilus* reduziert, die Diagonalmuskeln und einige Ringmuskeln zeigen jedoch über den breiten Sterniten sehr ursprüngliche Verhältnisse, so daß die Scolopendromorphen in dieser Hinsicht von allen Chilopoden die stärksten Anklänge an die Onychophoren zeigen.

Bei den anamorphen Chilopoden ist über den relativ kleineren Sterniten die ursprüngliche Geschlossenheit des primären Hautmuskelschlauches weitgehend verschwunden. So wurde bereits bei den Lithobiomorphen die primäre ventrale Längsmuskulatur reduziert. Bei den Scutigeromorphen (Abb. 2), denen ventrale Längsmuskeln völlig fehlen, haben sich mit der tiefgreifenden Umkonstruktion des Skelettmuskelsystems der Rumpfregion auch die Muskeln der Ventralregion weitgehend an das kräftig entwickelte, bindegewebige Innenskelett angeschlossen. Die relative Kleinheit der Sternite bei *Scutigera coleoptrata* bildet sicher eine sekundäre Erwerbung der Scutigeromorphen, die im Zusammenhang steht mit der für Arthropoden bemerkenswerten Ausbildung eines kräftigen Innenskeletts aus fibrillärem Bindegewebe von chondroider Struktur (FÜLLER 1963) und mit der starken Vergrößerung der Coxen, die den größten Teil der physiologischen Ventralfläche des Tieres bilden.

Es ergibt sich damit ganz allgemein, daß für den Chilopodenbauplan der Besitz einer breiten Sternalregion charakteristisch und als stammesgeschichtlich primäres Merkmal zu bewerten ist. Aus der Beschaffenheit des „Hautmuskelschlauchs" geht einwandfrei hervor, daß die großen Sternite der Geophilomorphen und Scolopendromorphen ursprünglichere Verhältnisse zeigen als die reduzierten der Lithobiomorphen und Scutigeromorphen. Wenn man überhaupt von einem „primären Sternum" der Tracheaten sprechen will, so ist es bei *Geophilus* und *Cryptops* noch weitgehend in jener Form vorhanden, wie man es theoretisch auch für die Insektenahnen fordern müßte. Wahrscheinlich gehörte auch die Ausbildung kleiner „Praesternite", wie sie *Geophilus* (Abb. 2) und *Cryptops* besitzen, zum primären Bauplan der Tracheaten. Dies ist bedingt durch die intersegmentale Insertion der ventralen Längsmuskulatur, die ohne Untergliederung der sklerotisierten Sternalregion keine größere Längskontraktion des Körpers bewirken könnte. Die Ausbildung einheitlicher Sklerite bei *Lithobius* und *Scutigera* war erst nach Verlust der intersegmental inserierenden, ventralen Längsmuskulatur möglich (Abb. 2).

Im Bereich der Pleuralregion läßt sich eine von *Geophilus* über *Cryptops* und *Lithobius* nach *Scutigera* hin zunehmende Membranisierung des Integuments feststellen (Abb. 1). Dies äußert sich einerseits in einer Verkleinerung der sklerotisierten Gesamtfläche, andererseits in einer Verringerung der Skleritzahl. Die Geophilomorphen und Scolopendromorphen zeigen dabei mit ihren zahl-

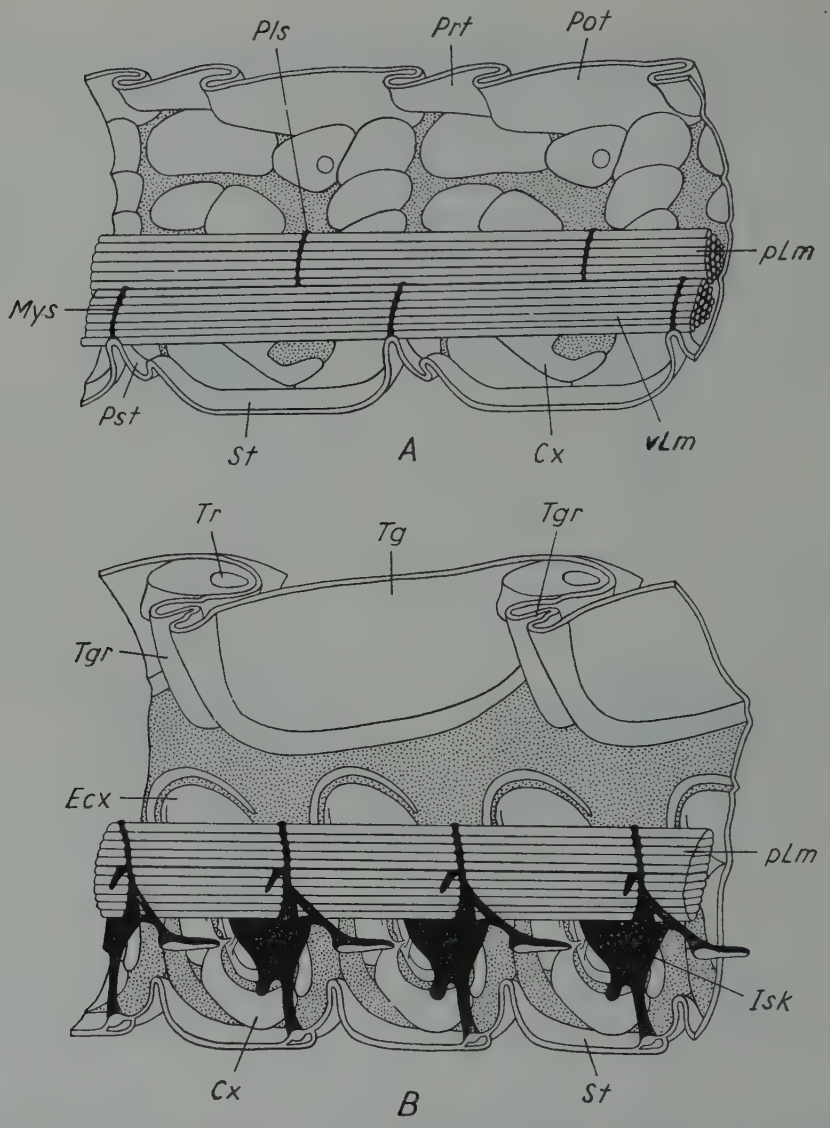


Abb. 2. Vergleich der Längsmuskulatur des ventralen Rumpfabschnittes der Geophilomorphen und Scutigeromorphen. *A* 5. und 6. Laufbeinsegment von *Geophilus longicornis*. *B* 4. bis 6. Laufbeinsegment von *Scutigera coleoptrata*. *Cx* Coxa, *Ecx* Epicoxa, *Isk* bindegewebiges Innenskelett. *Mys* bindegewebiges intersegmentales Myoseptum, *pLm* pleurale Längsmuskulatur, *Pls* bindegewebige Pleuralsehne, *Pot* Posttergit, *Prt* Praetergit, *Pst* Praesternit, *St* Sternit, *Tg* Tergit, *Tgr* Tergitrudiment, *Tr* Tracheensystem, *vLm* ventrale Längsmuskulatur

reichen Pleuriten sicher ursprünglichere Verhältnisse als die Lithobiomorphen und Scutigeromorphen. Dieser Schluß wird wiederum durch die Beschaffenheit der Rumpfmuskulatur bestätigt und unterstützt.

Bei *Geophilus* und *Cryptops* ist gerade im pleuralen Bereich ein gut ausgebildeter Hautmuskelschlauch vorhanden, der dem Integument dicht anliegt

und vor allem bei *Cryptops* einen nur durch die Extremitätenbasis unterbrochenen, geschlossenen Muskelmantel bildet. In der Lage der verschiedenen Muskelschichten und in der Verlaufsrichtung der einzelnen Muskelfasern zeigt dieser pleurale Teil des Hautmuskelschlauches der Scolopendromorphen weitgehend Verhältnisse, wie sie bei den Stammformen der Tracheaten vorhanden gewesen sein müssen und sich in gleicher Weise bei den Onychophoren finden. Es erscheint äußerst unwahrscheinlich, daß bei einer Entstehung der Pleura durch Einebnung eines „subcoxalen" Extremitätengliedes sich sekundär ein geschlossener Hautmuskelschlauch herausbildete und dem Integument dicht anlagerte. Damit erweist sich für die Chilopoden die Subcoxaltheorie auch in ihrer klassischen Form als unhaltbar.

Von besonderem Interesse war die Feststellung, daß bei den epimorphen Chilopoden im Bereich der Pleura eine gut entwickelte Ringmuskelschicht vorhanden ist, die vor allem bei *Cryptops* als fast geschlossene Muskellage den gesamten, vor und hinter der Extremitätenbasis liegenden Pleuralbereich überdeckt (Abb. 3). Als wichtiges Argument zugunsten einer phylogenetischen Primitivität dieser Ringmuskulatur muß eine histologische Eigenart ihrer Muskelfasern hervorgehoben werden. Die zum Teil sehr langen Ringmuskelfasern inserieren nämlich bei *Geophilus* und *Cryptops* nicht nur mit ihren dorsalen

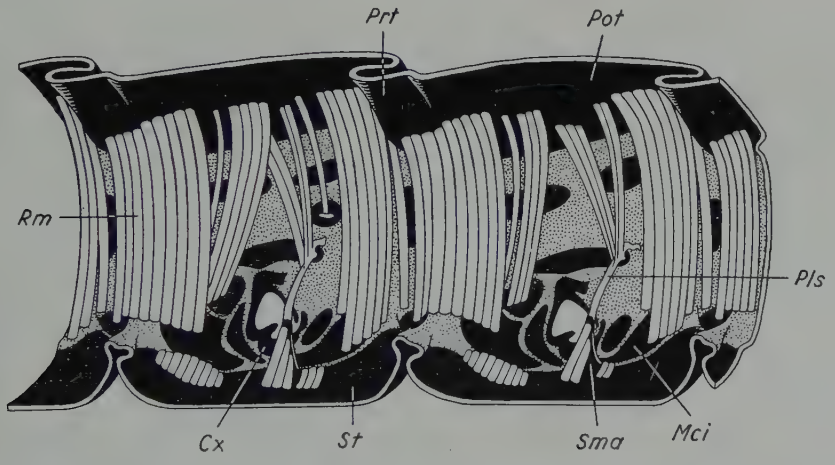


Abb. 3. Ringmuskulatur des 5. und 6. Laufbeinsegments von *Cryptops hortensis*. *Cx* Coxa, *Mci* Metacoxale inferior, *Pls* Pleuralsehne, *Pot* Posttergit, *Prt* Praetergit, *Rm* Ringmuskulatur, *Sma* Sternometacoxalapophyse, *St* Sternit

und ventralen Enden am Integument, sondern zeigen außerdem mehrere intermediäre Insertionsstellen, deren Anzahl von der Länge der Faser abhängt. Im Bereich der intermediären Insertionen ist jeweils die Z-Membran der Muskelfaser mit dem Integument verbunden. Bemerkenswerterweise liegen die intermediären Insertionen nun nicht auf Skleriten, sondern im Bereich membranöser Regionen zwischen den Skleriten. Eine solche Insertionsweise, bei der von einer einzigen Muskelfaser benachbarte Sklerite jeweils „übersprungen" wer-

den, während die dazwischenliegenden Membranen zur Insertion dienen, spricht ganz entschieden gegen die Möglichkeit einer Entstehung der zahlreichen Pleurite durch Aufgliederung eines primär einheitlichen, großen Sklerits. Im Falle der Aufgliederung eines Sklerits sollte man erwarten, daß die Insertionsstellen der Muskeln gerade auf den Teilskleriten liegen. Auch die spezielle Anordnung und Struktur der Ringmuskulatur primitiver Chilopoden spricht also eindeutig gegen die Subcoxaltheorie. Der Besitz zahlreicher kleiner Pleurite ist in phylogenetischer Hinsicht als Primitivmerkmal der Chilopoden und wahrscheinlich der Tracheatenahnen überhaupt zu bewerten.

Betrachten wir die Coxa selbst, so ergibt sich wiederum eine von *Geophilus* über *Cryptops* und *Lithobius* zu *Scutigera* führende merkmalsphylogenetische Reihe (Abb. 1). Bei den Geophilomorphen bildet die Coxa ein kleines, sichelförmig gekrümmtes Sklerit, das die Körperwandung nicht überragt. Demgegenüber bilden die Coxen von *Cryptops, Lithobius* und *Scutigera* geschlossene Ringe, die jeweils in vier Abschnitte untergliedert sind und in zunehmendem Maße aus der Pleuralebene heraustreten. Das Endstadium dieser Entwicklung ist bei *Scutigera* erreicht, wo die sehr großen Coxen stark sklerotisiert sind und mit ihrem Ventralabschnitt einen großen Teil der physiologischen Ventralfläche des Tieres bilden.

Gegen die Denkmöglichkeit, daß die kleinen, nicht ringförmigen Coxen von *Geophilus* die Endstufe einer von *Scutigera* über *Lithobius* und *Cryptops* führenden Reduktionsreihe bilden, spricht die Beschaffenheit der Muskulatur. Bei *Geophilus* und *Cryptops* stellt die basale Muskulatur der relativ kleinen Extremitäten noch weitgehend einen Bestandteil des einheitlichen Hautmuskelschlauchs dar oder läßt mindestens ihre Herkunft aus demselben erkennen. Bei *Lithobius* und vor allem bei *Scutigera* hat sich dagegen die kräftige Basalmuskulatur der Extremitäten zum großen Teil dem bindegewebigen Innenskelett angeschlossen. Damit liegen bei Lithobiomorphen und Scutigeromorphen Verhältnisse vor, die sicherlich von jenen der Chilopodenstammform weit entfernt sind. Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß erst im Verlaufe der Chilopodenevolution im Zusammenhang mit der Steigerung des Laufvermögens die Coxen zunehmend vergrößert wurden. Für die Existenz eines ehemaligen „subcoxalen" Extremitätengliedes gibt die Morphologie der rezenten Chilopoden keinerlei Anhaltspunkte.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Stammform der Chilopoden sicher eine breite, sklerotisierte Sternalregion besaß, daß ihre relativ schwachen Extremitäten lateral im Ventralabschnitt der Pleuralregion eingelenkt waren und daß die große Fläche der Pleuralregion durch zahlreiche kleine Sklerite geschützt wurde. Der Hautmuskelschlauch zeigte im Bereich der Sternopleuralregion eine schematisch einfache Anordnung der noch weitgehend geschlossenen Muskelschichten, wie sie sich in ähnlicher Weise bei den Onychophoren findet.

Sowohl Ferris' Ansicht vom Fehlen eines primären Sternums, wie auch Webers modifizierte Subcoxaltheorie sind für die Chilopoden nicht annehmbar. Aber auch die klassische Subcoxaltheorie oder Gouins Deutung der Sterno-

pleuralregion erweisen sich bei genauerer Kenntnis des Skelettmuskelsystems für die Chilopoden als unhaltbar, da sich aus dem Bau der erwachsenen Formen keinerlei Argumente für die Eingliederung eines „subcoxalen" oder „podopleuralen" Extremitätenabschnitts in die laterale Rumpfwandung der Chilopoden beibringen lassen. Es spricht vielmehr alles dafür, daß erst im Verlaufe der Chilopodenevolution die Coxa zu einem wirklich stützenden Basalglied der Extremität herausgebildet und vergrößert wurde. Diese Umgestaltung der Extremitäten steht in Zusammenhang mit der Steigerung bzw. Spezialisierung des Laufvermögens bei den verschiedenen Chilopodengruppen, über das wir durch die Untersuchungen von MANTON (1952) gut unterrichtet sind.

Im Zusammenhang mit der Kräftigung des für Arthropoden bemerkenswerten bindegewebigen Innenskeletts, dessen Bedeutung als Insertionsfläche stark zunahm, konnten die als Insertionsfläche relativ bedeutungslos werdende Pleuralfläche und Teile der Sternalregion membranisiert werden. Die auch in diesem Merkmal hochspezialisierte Form *Scutigera* kommt für eine Ableitung der Struktur des Insektenrumpfes nicht in Frage. Als den Insekten vergleichbare Formen müssen vielmehr die primitiven Ordnungen der Geophilomorphen und Scolopendromorphen betrachtet werden.

Nachdem für die Chilopoden auf Grund genauerer Kenntnis ihres Skelettmuskelsystems die Gültigkeit der Subcoxaltheorie in all ihren Varianten abgelehnt werden muß, gilt es zu klären, welche Konsequenzen sich daraus für die morphologische Deutung der Sternopleuralregion des Insektenthorax ergeben. Da an der näheren Verwandtschaft der Chilopoden und Insekten heute nicht mehr zu zweifeln ist (TIEGS 1947, TIEGS u. MANTON 1958) und die Chilopoden sicher Beziehungen zur Ahnenreihe der Insekten haben, sollte man a priori erwarten, daß der Chilopodenrumpf uns wenigstens in modellhafter Weise jene Verhältnisse demonstriert, wie sie bei den Insektenahnen bestanden haben müssen. Wenn man dennoch für die Insekten an der Gültigkeit der Subcoxaltheorie oder einer ihrer Varianten festhalten will, so ergäbe sich für die Insektenevolution das folgende hypothetische Bild:

Nachdem bei den Tracheatenahnen die Pleuralwand des Rumpfes zunächst durch zahlreiche kleine primäre Sklerite geschützt wurde, müßte im weiteren Verlauf der Evolution die laterale Körperwand weitgehend oder völlig membranisiert worden sein. Sekundär müßte sich dann das Basalglied der Extremität („Subcoxa" oder „Podopleure") der Rumpfwand wieder eingegliedert und die heutigen Pleurite des Insektenthorax geliefert haben. Damit wären die Pleurite der Chilopoden und Insekten nicht homolog. Da bei den Chilopoden keine Subcoxa nachweisbar ist und bei den Tracheatenahnen auf Grund des primären Bauplans der Chilopoden ebenfalls keine Subcoxa vorhanden gewesen sein kann, müßte sich erst nach Abgliederung der Chilopoden vom gemeinsamen Tracheatenstamm bei den Insekten selbständig eine „Subcoxa" herausgebildet haben, die dann bereits vor der Ausbildung der rezenten Insektengruppen wieder aufgelöst wurde. Für einen derartigen Umweg der Entwicklung gibt es jedoch weder Beweise noch irgendeine kausale Erklärung.

Der skizzierte, bei Annahme der Subcoxaltheorie denknotwendige Ablauf der Insektenevolution erweist sich als reine Spekulation. Hingegen ist es ohne Schwierigkeiten möglich, die Struktur der Sternopleuralregion des Insektenthorax direkt vom Bauplan der Chilopoden abzuleiten.

Wie wertvoll ein Vergleich der Chilopoden und Insekten für das Verständnis der Insektenorganisation ist, läßt sich besonders eindrucksvoll am Beispiel der Furca und der ventralen Muskulatur demonstrieren. Da die Furca des Insektenthorax für die morphologische Deutung der Sternopleuralregion eine wichtige Rolle spielt, galt es zu klären, ob bei den Chilopoden homologe Gebilde vorkommen. Es ergab sich, daß von den vier Chilopodenordnungen nur die Scolopendromorphen Apophysen besitzen, die mit großer Wahrscheinlichkeit den Furcae der Insekten homolog sind. Bei *Cryptops hortensis* liegen diese

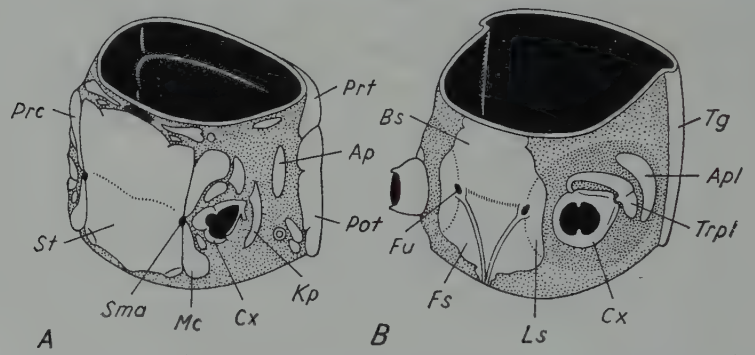


Abb. 4. Vergleich der Sternopleuralregion bei Chilopoden und Insekten. *A Cryptops hortensis*. *B* Schema des Prothorax der Plecopteren nach Weber (1933). *Ap* Anopleurit, *Apl* Anapleura, *Bs* Basisternit, *Cx* Coxa, *Fs* Furcasternit, *Fu* Furca, *Kp* Katopleurit, *Ls* Laterosternit, *Mc* Metacoxale, *Pot* Posttergit, *Prc* Praecoxale, *Prt* Praetergit, *St* Sternit, *Sma* Sternometacoxalapophyse, *Tg* Tergit, *Trpl* Trochantinopleura

Apophysen jederseits an der Grenze von Metacoxale und Sternit (Abb. 3, 4). Sie wurden deshalb von mir Sternometacoxalapophysen genannt. Aus Schnittserien ist ersichtlich, daß das Metacoxale inferior am Vorderende seines Ventralrandes gemeinsam mit dem anschließenden Rand des Sternits zu einer kurzen, rohrförmigen Apophyse eingestülpt ist. Am inneren Ende der Apophyse setzt das Ventralende der bindegewebigen Ventralsehne an, die Insertionsstelle für einen großen Teil der Rumpfmuskeln ist. Die Apophyse dient selbst jeweils einem in medialer Richtung zum Sternit ziehenden Ringmuskel zur Insertion.

Man braucht sich nun nur vorzustellen, daß die an der Apophyse ansetzende bindegewebige Pleuralsehne von der sich vergrößernden Apophyse verdrängt wurde, oder daß die an der Pleuralsehne inserierenden Rumpfmuskeln ihre Insertionsstellen auf die unmittelbar angrenzende Apophyse verlagerten, so liegen Verhältnisse vor, wie sie für die Insekten charakteristisch sind. Besonders gut läßt sich dies am Beispiel der Längsmuskulatur demonstrieren (Abb. 5). Bei den Chilopoden inseriert die von mir neuerdings nachgewiesene, pleurale Längsmuskulatur an der bindegewebigen Pleuralsehne oder an dem ihr homologen bindegewebigen Innenskelett. Bei einer geringen Ventralverlage-

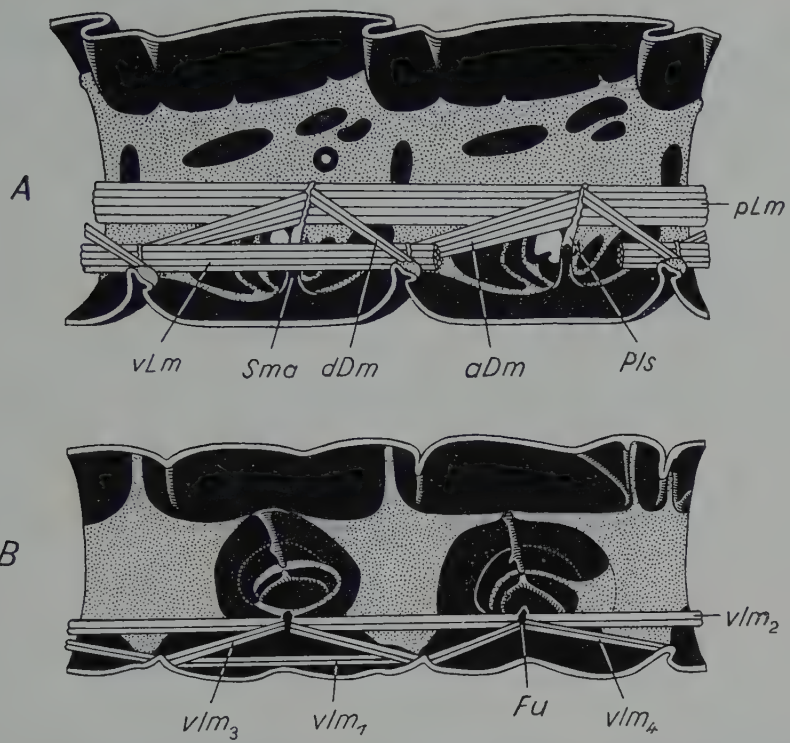


Abb. 5. Vergleich der ventralen Muskulatur des Rumpfes bei Chilopoden und Insekten. *A Cryptops hortensis*, *B* Grundschema des ungeflügelten (links) und geflügelten (rechts) Thoraxsegments der Insekten nach den Vorstellungen von WEBER. *aDm* aufsteigender Diagonalmuskel. *dDm* absteigender Diagonalmuskel, *Fu* Furca. *pLm* pleurale Längsmuskulatur, *Pl* Pleuralsehne. *Sma* Sternometacoxalapophyse. *vLm* ventrale Längsmuskulatur, *vlm* WEBERS „ventrale Längsmuskeln"

rung der Insertionsstellen auf die angrenzenden Apophysen haben wir eine Anordnung, wie sie für Verlauf und Insertion des „ventralen" Längsmuskels vlm_2 bei den Insekten charakteristisch ist. Damit wird zugleich wahrscheinlich gemacht, daß WEBERS vlm_2 der Insekten primär gar kein ventraler Längsmuskel ist (der ja intersegmental inserieren müßte), sondern mit der pleuralen Längsmuskulatur der Chilopoden homologisiert werden muß. In entsprechender Weise läßt sich zeigen, daß WEBERS vlm_3 und vlm_4 keine verlagerten Längsmuskeln sind, sondern den Diagonalmuskeln der Chilopoden entsprechen. Es entfallen alle Schwierigkeiten, die bisher einer phylogenetischen Deutung der Insektenmuskulatur entgegenstanden, wenn man diese nicht von jener der Polychaeten abzuleiten versucht, sondern sie mit dem Muskelsystem der Chilopoden und im weiteren Sinne der Onychophoren vergleicht.

Von Interesse ist in diesem Zusammenhang auch ein Vergleich des Skelettmuskelsystems der Chilopoden und Symphylen. Dabei ergibt sich, daß die von RAVOUX (1947) beschriebene „ventrale" Längsmuskulatur der Symphylen primär ebenfalls keine ventrale Muskulatur ist, sondern mit den pleuralen Längsmuskeln der Chilopoden homologisiert werden muß. Primär ventrale Längs-

muskeln, die intersegmental inserieren, besitzen die Symphylen offenbar nicht. Sie zeigen damit einen abgeleiteteren Charakter als die Insekten, bei denen zum Teil mit WEBERS vlm_1 noch ursprüngliche Längsmuskeln der Ventralregion vorhanden sind. Nachdem in neuerer Zeit die Symphylen wiederholt als nächste Verwandte der Insekten betrachtet wurden (TIEGS 1940, 1947), ergibt sich für künftige Untersuchungen die Forderung nach einem eingehenden Vergleich des Skelettmuskelsystems der Symphylen und Insekten. Allerdings sind vom Rumpfskelett der Symphylen kaum wesentliche Aufschlüsse zum Problem der Subcoxaltheorie zu erwarten, da das Integument der Tiere im Bereich der Sternopleuralregion weitgehend membranisiert ist und überdies die merkwürdigen Metamerieverhältnisse der Symphylen auf den sekundär stark abgewandelten Charakter ihres Rumpfes hinweisen.

Abschließend kann man sagen, daß nach Kenntnis der Chilopodenorganisation für die Insekten die Subcoxaltheorie nur unter Heranziehung einer ganzen Reihe von Hilfshypothesen annehmbar wäre. Bei eingehendem Vergleich des Skelettmuskelsystems der verschiedenen Chilopodenordnungen mit dem der Insekten drängt sich jedoch der Schluß auf, daß die Subcoxaltheorie auch für die Insekten abzulehnen ist.

Schrifttum

BÜCHERL, W.: Sobre a Musculatura da *Scolopendra viridicornis* New. Mem. Inst. Butantan **14** (1940) 65—95.

CARPENTIER, F., und J. BARLET: The first leg segments in the Crustacea malacostraca and the Insects. Smithson misc. Coll. **137** (1958).

FERRIS, G. F.: The myth of the thoracic sternites of Insects. Microentomology **5** (1940) 87—90.

FÜLLER, H.: Vergleichende Untersuchungen über das Skelettmuskelsystem der Chilopoden. Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Chem. Geol. Biol. Jg. 1962, Nr. 3. Berlin 1963.

— Histologische, polarisationsoptische und histochemische Untersuchungen über das bindegewebige Innenskelett der Chilopoden. Z. wiss. Zool. **168** (1963) 184—208.

GOUIN, F. J.: Le thorax imaginal des insectes a la lumière des travaux récents. Ann. Biol. **35** (1959) 269—303.

MANTON, S. M.: The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 3. The locomotion of the Chilopoda and Pauropoda. J. Linn. Soc. London **42** (1952) 118—167.

MATSUDA, R.: Morphology of the pleurosternal region of the pterothorax in Insects. Ann. ent. Soc. Amer. **53** (1960) 712—731.

RAVOUX, P.: La musculature du tronc de *Scutigerella immaculata* NEWPORT. Ann. Sci. nat. (Zool.) **XI, 9** (1947) 63—107.

RILLING, G.: Zur Anatomie des braunen Steinläufers *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Zool. Jb. Anat. **78** (1960) 39—128.

SIEWING, R.: Zum Problem der Polyphylie der Arthropoda. Z. wiss Zool. **164** (1960).

SNODGRASS, R. E.: Morphology and mechanisms of the Insect thorax. Smithson misc. Coll. **80** (1927).

— Principles of Insect Morphology. New York, London 1935.

TIEGS, O. W.: The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. microsc. Sci. **82** (1940) 1—225.

— The post-embryonic development of *Hanseniella agilis*. Quart. J. microsc. Sci. **85** (1945) 191—328.

— The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. J. microsc. Sci. **88** (1947) 165—336.

Tiegs, O. W., und S. M. Manton: The evolution of the Arthropoda. Biol. Rev. Cambridge **33** (1958) 255—337.
Weber, H.: Die Gliederung der Sternopleuralregion des Lepidopterenthorax. Eine vergleichend morphologische Studie zur Subcoxaltheorie. Z. wiss. Zool. **131** (1928) 181—254.
— Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933.
— Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. **9** (1952) 18—231.

Aus dem Zoologischen Institut der Friedrich-Schiller-Universität Jena
(Direktor: Prof. Dr. M. Gersch)

Zum neurosekretorischen System der Anostraca, Crustacea (*Artemia salina* Leach und *Chirocephalus grubei* Dybowsci)

Von

Erwin Hentschel[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 14. November 1962)

Die neurosekretorischen Verhältnisse wurden bei den Malacostracen sowohl morphologisch als auch physiologisch in zahlreichen Arbeiten untersucht. Im Gegensatz dazu liegen bei den Entomostracen nur einige wenige Untersuchungen vor (Sterba 1957, Barnes und Gonor 1959, Lochhead und Resner 1959, Weygoldt 1961, Sandeen und Costlow 1961, Carlisle und Pitman 1961, Menon 1962). Deshalb ist eine Untersuchung des neurosekretorischen Systems bei *Artemia salina* und *Chirocephalus grubei* von allgemeiner und vergleichender Bedeutung (vgl. Gersch 1959). Denn einerseits weisen morphologische Merkmale auf Beziehungen zu den Malacostracen hin, und andererseits kennzeichnen die Ausbildung von zwei Augenstielganglien und das strickleiterförmige Bauchmark mit den getrennten gnathocephalen und thoracalen Ganglien die verhältnismäßig ursprünglichen Bauplanmerkmale (Claus 1886, Hanström 1928).

Die untersuchten Tiere wurden mit Bouinscher oder Zenkerscher Flüssigkeit fixiert und in der üblichen Weise über Methylbenzoat in Paraffin eingebettet. Für die Färbung der 4 bis 8 µm dicken Serienschnitte erwies sich die Methode nach Gomori als besonders geeignet (aus Scharrer und Scharrer 1954).

Die histologischen Befunde von *Artemia* bestätigen das Vorkommen der von Lochhead und Resner (1959) beschriebenen neurosekretorischen Zellen. Darüber hinaus lassen sich mit Chromalaun-Hämatoxylin Granula bzw. Vakuolen nachweisen, die eine augenstielwärts verlaufende neurosekretorische Bahn kennzeichnen. Letztere ist über den Pedunculus in den Lobus opticus zu

---

[1] Dipl.-Biol. Erwin Hentschel, Zoologisches Institut der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstraße 1.

verfolgen und verläuft im Grenzbereich der Medulla und der Lamina ganglionaris, um schließlich mit einem nucleusreichen Bereich in Verbindung zu treten (Abb. 1 u. 2). Dieser ist allem Anschein nach synzitial gestaltet und erstreckt sich im Augenstiel zwischen Lamina ganglionaris und Medulla von dorsal nach ventral. Innerhalb dieses Gebildes tritt weder eine Anreicherung von mit

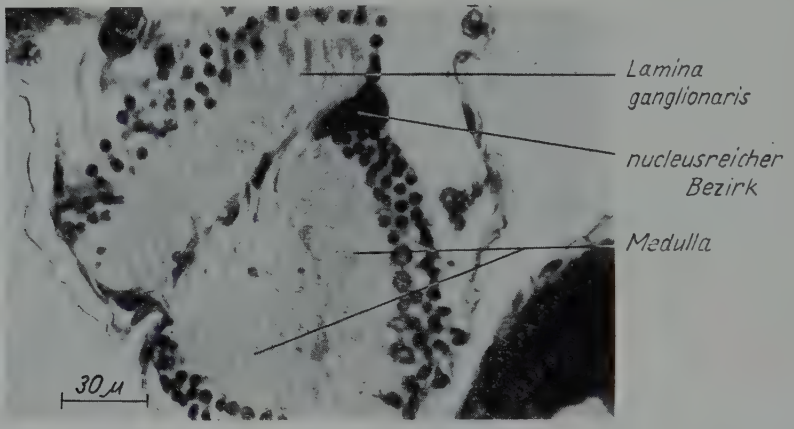


Abb. 1. Lamina ganglionaris und Medulla des Augenstieles von Artemia salina mit dem nucleusreichen Bezirk

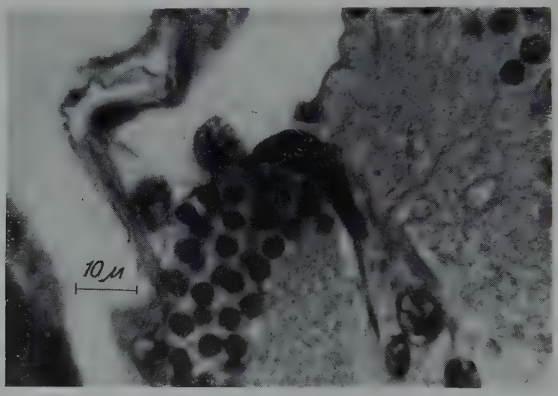


Abb. 2. Nucleusreicher Bezirk im Augenstiel von Artemia mit chromalaun-hämatoxylin-positiver Sekretbahn

Chromalaun-Hämatoxylin darstellbaren Granula noch von phloxinophiler Substanz im Sinne einer Speicherung auf. Ferner lassen sich im medulla-laminären Grenzbereich und in der dünnfaserigen Zone, die zur Lamina ganglionaris ausgerichtet ist, zahlreiche phloxinophile Tropfen darstellen, die sich an der Basis des dichtfaserigen Abschnittes der Lamina ganglionaris anreichern und vorwiegend dorsal und ventral zu phloxinophilen Ansammlungen zusammenfließen können (Abb. 3). Die phloxinophile Substanz ist weiterhin in Form von dünnstreifigen Flecken zwischen den Neuronen der Lamina ganglionaris über

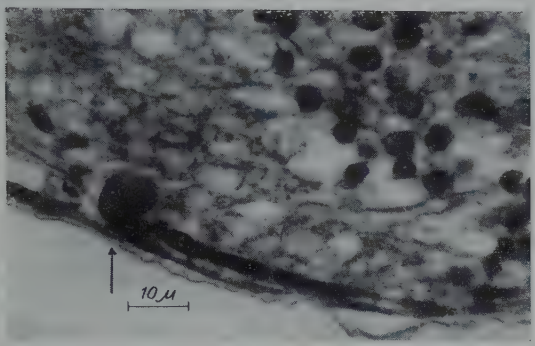
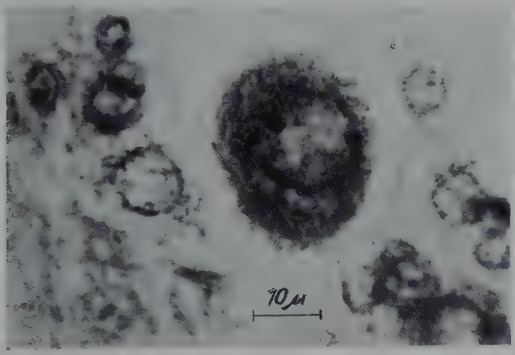
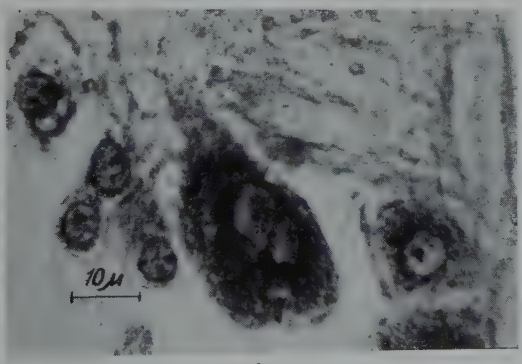


Abb. 3. Phloxinophile „Pfütze" im Augenstiel (Lamina ganglionaris) von Artemia



a



b

Abb. 4. Neurosekretorische Zellen mit chromalaun-hämatoxylin-positiven Sekretgranula im Bauchmark von Chirocephalus grubei; a) 1. Thoracalganglion, b) 10. Thoracalganglion

die Nervi optici bis zur Basalmembran des Komplexauges zu beobachten, an der es in einigen Fällen zur Anreicherung kommt.

Die relativ diffuse Verteilung der phloxinophilen Substanz deutet auf das Fehlen eines Speicherorgans hin, was wahrscheinlich mit dem relativ wenig spezialisierten Bau des Augenstieles zu erklären sein könnte. Da es bislang nicht

möglich war, phloxinophile Sekrete weder in den neurosekretorischen Zellen noch in der Sekretbahn des Gehirnes nachzuweisen, diese jedoch im Lobus opticus auftreten, wird eine Transformation der Sekrete als möglich angenommen (vgl. Pyle 1943, Enami 1951, Matsumoto 1954, Carlisle 1954, Rehm 1959). Im Lobus opticus sind keine neurosekretorische Zellen feststellbar.

Der histologische Nachweis und die Topographie der neurosekretorischen Verhältnisse, insbesondere die des Augenstieles, stellen, verglichen mit den neurosekretorisch-hormonalen Befunden bei den Malacostracen, die Frage nach der funktionellen Bedeutung. Ståhl (1938) prüfte die Wirkung von *Artemia*-Kopfextrakten auf den Farbwechsel von *Leander adspersus* und fand eine Beeinflussung der Pigmente der Chromatophoren. Es wird deshalb von mir vermutet, daß die histologisch darstellbaren Neurosekrete zumindest eine hormonale Komponente enthalten, die chromatotropisch wirksam ist. Unter diesem Gesichtspunkt könnte der Transport von phloxinophiler Substanz in den Nervi optici in Beziehung zu einer Pigmentverschiebung im Komplexauge stehen. Die ersten Hinweise über Vorkommen und Häufigkeit der neurosekretorischen Substanz bei sich häutenden Artemien zeigen eine Beziehung zur Häutung.

Im Oberschlundganglion und im Bauchmark von *Chirocephalus grubei* lassen sich in allen Ganglien neurosekretorische Zellen nachweisen (Abb. 4). Eine ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse erfolgt an anderer Stelle.

Für die Anregung zu dieser Untersuchung und das fördernde Interesse danke ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Gersch.

Schrifttum

Barnes, H., and J. J. Gonor: J. Mar. Res. **17** (1959) 81.
Carlisle, D. B.: Pubbl. Staz. zool. Napoli, 24, Suppl. 79 (1954).
— and W. J. Pitman: Nat (Lond.) **190** (1961) 827.
Claus, C.: Arb. Zool. Inst. Wien ..., 6 (1886).
Enami, M.: Biol. Bull. **101** (1951) 241.
Gersch, M.: Zool. Anz. Suppl. **22** (1959) 40.
Hanström, B.: Vgl. Ant. d. Nervens. d. wirbel. Tiere, Berlin 1928.
Lochhead, J. H., and R. Resner: Proc. 11th Intern. Cong. Zool., London 1959.
Matsumoto, K.: Biol. J. Okayama Univ. **2** (1954) 137.
Menon, M.: Proc. 3th Intern. Symp. Neurosekretion, Bristol 1962.
Pyle, R. W.: Biol. Bull. **85** (1943) 87.
Rehm, M.: Acta histochem. **7** (1959) 88.
Sandeen, M. I., and J. D. Costlow: Biol. Bull. **120** (1961) 192.
Scharrer, E., und B. Scharrer: Hdb. d. mik. Ant. (Möllendorf, Bargmann), VI, 5 (1954).
Ståhl, F.: Ark. Zool. 30 B, Nr. 8, 1 (1938).
Sterba, G.: Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont. **76** (1957) 303.
Weygoldt, P.: Zool. Anz. **166** (1961) 69.

Aus der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Laboratorium für Wirbeltierforschung, Brno

Zum Geschlechtsverhältnis bei der Karausche *Carassius carassius* (L.)

Von

J. Libosvársky[1]

Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen

(Eingegangen am 13. September 1962)

In den Jahren 1956 bis 1958 gewann das Laboratorium für Wirbeltierforschung ein ziemlich reiches Material der Karauschen aus den Überschwemmungsgebieten des Bodrogflusses (Zufluß der Theiß), das durch weitere kleinere Sammlungen aus dem Flußsystem der Elbe und Thaya und auch aus einigen Teichen vermehrt wurde. Dieses Fischmaterial wurde schon zum Studium des Alters und Wachstums der Fische benutzt und in diesem Beitrag wird die Geschlechterverteilung der Fische behandelt.

Material und Methodik

Das erörterte Material wurde an folgenden Fundorten erbeutet (die erste Nummer hinter dem Datum des Fanges zeigt die Gesamtzahl der untersuchten Fische, die Nummer in Klammern bezieht sich zu Exemplaren, die nach Geschlecht unterschieden wurden):

A. Freie Gewässer

1. Wassersystem der Theiß (Südostslowakei):
Tümpel beim Dorf Leles: 9. 9. 1956 — 191 (184) Expl. — Handkescher. Netz; Tümpel bei Svätuša: 9. 9. 1956 — 98 (68) Expl. — Handkescher, 14. 8. 1958 — 88 (11) Expl. — Elektrofischerei; Tümpel bei Bačka: 9. 9. 1956 — 177 (153) Expl. — Handkescher, 14. 8. 1958 — 819 (734) Expl. — Elektrofischerei: Altwasser des Bodrog-Flusses bei Pavlovo: 14. 8. 1958 — 54 (49) Expl. — Elektrofischerei.
2. Wassersystem der Thaya (Südmähren):
Altwasser „Zaječské jezero" bei Nové Mlýny: 19. 10. 1956 — 49 (43) Expl. — Elektrofischerei; Altwasser „Přítlucká jezera" bei Přítluky: 11. 1. 1957 — 8 (8) Expl., 28. 8. 1957 — 7 (6) Expl. — Elektrofischerei.
3. Wassersystem der Elbe:
Altwasser bei Obříství: 22. 7. 1957 — 32 (30) Expl. — Netz; Altwasser bei Štětí: 9. 11. 1957 — 31 (31) Expl. — Netz.

B. Teiche

Teich bei Žarnovica — Wassersystem des Hron-Flusses: 29. 10. 1957 — 117 (114) Expl.; Teich Hlohovecký bei Hlohovec — Wassersystem der Thaya: 5. 4. 1957 — 25 (24) Expl.; Teich Jarohněvický bei Mutěnice — Wassersystem der March: 15. 10. 1957 — 14 (13) Expl.; Teich bei Královo Pole (Stadtviertel von Brno) — Wassersystem der Thaya: 17. 10. 1958 — 11 (3) Expl.; Teich Ženich bei Třeboň (Wittingau) — Wassersystem der Moldau: 20. 10. 1958 — 27(26) Expl.; Teich Pohoř bei Třeboň (Wittingau): 25. 10. 1958

[1] Dipl.-Ing. J. Libosvársky, CSc., Tschech. Akad. d. Wiss., Laboratorium für Wirbeltierforschung, Drobného 28, Brno, ČSSR.

— 45 (45) Expl. Das Fischmaterial aus den Teichen wurde beim Abfischen der Teiche gewonnen.

Das Geschlecht der Fische wurde durch die Untersuchung der Gonaden festgestellt. In den Fällen, in denen es nicht möglich war, das Geschlecht makroskopisch zu ermitteln, wurde eine Binokularlupe (Vergr. 6×3) benutzt. Fische, bei denen das Geschlecht nicht bestimmt ist (der Unterschied zwischen den Nummern außer und in Klammern), gehörten meistens zu den juvenilen Exemplaren. In den Gonaden der Weibchen konnte man deutlich Oozytengruppen von verschiedener Größe unterscheiden, was auf das portionsweise Ablaichen der Karauschen hinwies (vgl. schon Drjagin 1949, Rewniwych 1949, Skòra 1961).

Geschlechtsreife

Im allgemeinen unterscheidet man die Geschlechtsverhältnisse zu drei Zeitpunkten, zum Moment der Entstehung des Individuums, also bei der Befruchtung, zur Geburt des Individuums und zum Erreichen der Geschlechtsreife. Das behandelte Verhältnis der Geschlechter bezieht sich auf die Zeit der Geschlechtsreife.

Da die Mehrheit der untersuchten Fische im Spätsommer gefischt wurde, stieß die Beurteilung der Geschlechtsreife auf gewisse Schwierigkeiten. In den Geschlechtsdrüsen der Tiere dieses Zeitpunktes konnte man die Reifestufen I., II. und II. bis III. beobachten (Drjagin 1952). Bei Fischen, die sich in der vorigen Laichperiode vermehrt hatten, waren die Gonaden in der Reifestufe II. bis III. und man konnte die durchlaufende Resorption der Geschlechtsprodukte (vor allem der Eier bei den Weibchen) und der anderen Elemente beobachten, die in den Gonaden nach dem Ablaichen verblieben waren. Bei Fischen mit Gonaden in der I. und II. Reifestufe, die sich überhaupt noch nicht vermehrt hatten, war jedoch noch nicht festzustellen, ob das Exemplar in der nächsten Laichperiode laichreif sein würde. Auch das Gewicht der Gonaden bzw. der Reifekoeffizient der Gonaden konnte nicht als ein verläßliches Kriterium für die Beurteilung der Geschlechtsreife der Tiere gebraucht werden.

Bei der untersuchten Fischart wird die ganze Situation noch weiter kompliziert durch die Erscheinung, die von Bekker (1958) entdeckt wurde. Dieser Autor ermittelte, daß der Fischorganismus (Karausche) imstande ist, die Verzögerung der Entwicklung der Geschlechtsprodukte, die infolge des Nahrungsmangels eintritt, während einer ziemlich kurzen Periode bis zu Beginn der Laichzeit zu kompensieren.

Die eindeutige Zuteilung aller Exemplare zu den geschlechtsreifen Fischen (also auf die, die sich in der nächsten Laichperiode vermehren würden) oder auf die nicht geschlechtsreifen Fische (die sich nicht vermehren würden) war bei den untersuchten Karauschen leider nicht möglich. Diese Feststellung hat zur Folge, daß zu den Fischen, die in dem nächsten Absatz behandelt werden, zum Teil auch einige noch nicht geschlechtsreife Exemplare gerechnet wurden (also diejenigen, die in dem nächsten Kalenderjahr doch noch nicht laichreif sein werden).

Für die Bestimmung des Eintrittes der Geschlechtsreife konnte ich nur das Material ausnutzen, das im Winter (Přítlucká jezera) oder im Frühjahr (Hlohovecký-Teich) gefischt wurde. Die Untersuchung dieser Fische lehrte, daß Männchen sowie auch Weibchen (allerdings nicht alle Tiere, besonders Weibchen) schon im Alter 1 + geschlechtsreif waren, also ins Laichgeschäft nach Ablauf des zweiten Winters gehen. Jüngere Fische hatte ich aus diesen beiden Proben nicht zur Verfügung, daher kann ich nicht sagen, ob sich die Männchen schon eher vermehren (SCHÄPERCLAUS 1953).

Geschlechtsverhältnis

Die Erörterung dieser Frage bei den echten Karauschen an Hand eines größeren Materials ist aus dem Grunde anziehend, daß bei der nahe verwandten Art — *C. auratus gibelio* (Bloch) — aus den europäischen Gewässern ein Männchenmangel bekannt ist, die Vermehrung dann durch die Gynogenesis stattfindet (GOLOWINSKAJA und ROMASCHOW 1947, LIEDER 1955, BUŞNITĂ u. a. 1955). Ausführlicher hat sich dieser Frage REWNIWYCH (1949) bei den Karauschen aus dem Beloje-See (Uralgebiet) gewidmet. Aus seinen Untersuchungen geht hervor, daß unter jüngeren Exemplaren ein sichtbarer Weibchenmangel herrscht, der sich später ausgleicht. Beginnend vom Alter 4 + überwiegen dann die Weibchen.

In unserem Material werden die Abweichungen von dem normalen Verhältnis der Geschlechter mit Hilfe des χ-Quadrates beurteilt. Die Ausrechnung des χ-Quadrates ergibt sich aus diesen Gleichungen:

$$\text{Zahl der Fische} > 200 \cdots \chi^2 = (X - m)^2 \cdot \frac{2}{m} \qquad (1)$$

$$\text{Zahl der Fische} \leqq 200 \cdots \chi^2 = [(X - m) - 0{,}5]^2 \cdot \frac{2}{m} \qquad (2)$$

(X = die tatsächliche Zahl d. Männchen (Weibchen), m = die theoretische Zahl d. Männchen (= Weibchen) bei der normalen Verteilung 1 : 1).

Die Gesamtzahl der Fische aus allen Proben nach Geschlecht getrennt gleicht dem Verhältnis ♂♂ : ♀♀ = 737 : 805, d. h. 47,8 : 52,2. Die Voraussetzung der normalen Verteilung ist beim Test mit χ-Quadrat noch bestätigt ($\chi^2 = 2{,}998$).

Die Verteilung der Geschlechter bei den Tieren aus den einzelnen Fundorten ist aus der Tabelle 1 ersichtlich. In der Mehrheit der Fälle überwiegen mäßig die Weibchen; nur in 5 Proben aus 16 überwiegen die Männchen. Nach dem χ-Quadrat beurteilt zeigt sich die Nichtübereinstimmung mit dem normalen Verhältnis nur in zwei Proben, und zwar aus dem Altwasser der Elbe bei Obříství und aus dem Jarohněvický-Teich.

Das Geschlechtsverhältnis der Fische aus reicheren Proben untersuchte ich in Beziehung zur zunehmenden Körperlänge (*long. corp.* gruppiert je nach 2 cm) und zum Alter (Abb. 1). Aus dieser Analyse geht hervor, daß der Anteil der Männchen mit dem Alter sinkt. Etwa ähnliche Erscheinung (obgleich nicht so

Tabelle 1

Das Geschlechtsverhältnis der Karauschen (*Carassius carassius* (L.)) in Proben aus einzelnen Lokalitäten

Fundort	Datum d. Fanges	Zahl d. Fische ♂♂	♀♀	Prozentzahl d. Männchen	χ^2
Leles	9. 9. 1956	81	103	44,02	2,722
Svätuša	9. 9. 1956	29	39	42,64	1,191
Svätuša	14. 8. 1958	5	6	45,45	0
Pavlovo	14. 8. 1958	28	21	57,14	0,735
Bačka	9. 9. 1956	70	83	45,75	0,941
Bačka	14. 8. 1958	356	378	48,50	0,659
Žarnovica	29. 10. 1957	52	62	45,61	0,710
Zaječské jezero	19. 10. 1956	18	25	41,86	0,837
Přítlucká jezera	11. 1. 1957 + 28. 8. 1957	5	9	35,71	0,643
Hlohovecký Teich	5. 4. 1957	13	11	54,16	0,042
Jarohněvický Teich	15. 10. 1957	0	13	0	11,078
Teich bei Královo Pole	17. 10. 1958	1	2	33,33	0
Obříství	22. 7. 1957	25	5	83,33	12,033
Štětí	9. 11. 1957	13	18	41,93	0,516
Ženich Teich	20. 10. 1958	16	10	61,53	0,961
Pohoř Teich	25. 10. 1958	25	20	55,55	0,355

eindeutige) sieht man auch im Zusammenhang zur Größe der Fische. Es soll jedoch erwähnt werden, daß bei kleineren Fischen (bis 60 bis 80 mm Länge) das Geschlechtsverhältnis an Hand einer verhältnismäßig großen Zahl der Tiere festgelegt ist. Bei größeren Fischen war es nicht der Fall; diese standen nur in kleinerer Menge zur Verfügung. Diese Tatsache beeinflußte die stärkeren Schwankungen des Verhältnisses in höheren Längengruppen. Andererseits kann man jedoch annehmen, daß die größeren Fische in einem entsprechenden Maße, besonders bei der Elektrofischerei gefangen wurden.

In den Tabellen 2 und 3 wurden Fische aus allen Proben geteilt nach Größe und Alter zusammengefaßt. Dadurch erhöhte sich die Zahl der größeren und älteren Exemplare. Unvorteilhaft ist jedoch die Tatsache, daß es sich um eine Zusammensetzung von unterschiedlichem Material handelt. Das Geschlechtsverhältnis schwankt ziemlich stark, wie aus den Tabellen 2 und 3 ersichtlich ist. Das kann man zum Teil der Heterogenität des Materials zuschreiben. In den Größenklassen von 70 bis 90 mm und von 125 bis 145 mm Länge herrscht ein Überschuß der Weibchen, in den höheren Längengruppen dagegen ist ein Weibchenmangel zu sehen. Nach dem χ-Quadrat beurteilt, zeigt sich jedoch das Verhältnis, mit Ausnahme der Längengruppe 70 mm, ausgeglichen. Aus der Tabelle 3 geht hervor, daß bei Fischen im Alter 4 + und 5 + ein Überschuß der Männchen, bei älteren Tieren sogar ein Überschuß der Weibchen herrscht. Mit Hilfe des χ-Quadrats zeigt sich das Verhältnis ziemlich ausgeglichen, nur die

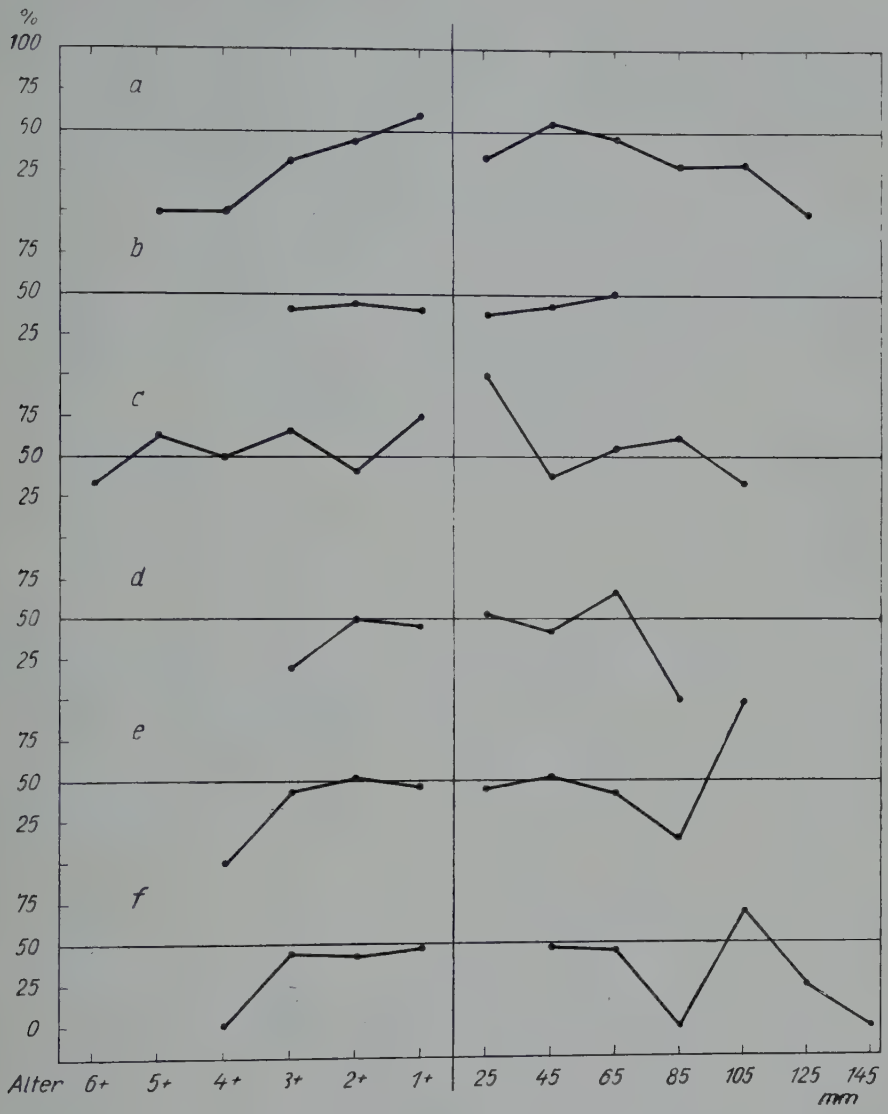


Abb. 1. Die Veränderungen in dem Geschlechtsverhältnis bei den Karauschen (*Carassius carassius* L.) nach den Längengruppen und nach dem Alter aus den Fundorten: *a* — Leles. *b* — Svätuša 1956. *c* — Pavlovo. *d* — Bačka 1956, *e* — Bačka 1958, *f* — Žarnovica Teich (Prozentzahl der Männchen)

Exemplare im Alter 3 + und zusammen im Alter 6 +, 7 + und 8 + weisen einen Weibchenüberschuß auf.

Im ganzen zeigt das untersuchte Material der Karausche ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis. Nur bei älteren Tieren kann man in einzelnen Proben einen Weibchenüberschuß feststellen.

Tabelle 2

Veränderungen in dem Geschlechterverhältnis bei der Karausche (*Carassius carassius* (L.)) nach den Längengruppen (alle Proben zusammengefaßt)

Längengruppen (mm)	Zahl d. Fische ♂♂	Zahl d. Fische ♀♀	Prozentzahl d. Männchen	χ^2
16—25	7	4	63,63	0,364
26—35	115	134	46,18	1,450
36—45	190	187	50,39	0,024
46—55	171	177	49,13	0,103
56—65	102	91	52,84	0,518
66—75	41	79	34,16	11,408
76—85	20	35	36,36	3,564
86—95	18	21	46,15	0,102
96—115	24	19	55,81	
116—135	21	32	39,62	1,457
136—155	6	14	30,00	
156—175	6	4	60,00	2,783
176—195	10	3	76,92	
196—245	6	5	54,54	0

Tabelle 3

Veränderungen in dem Geschlechterverhältnis bei der Karausche (*Carassius carassius* (L.)) nach dem Alter (alle Proben zusammengefaßt)

Alter	Zahl d. Fische ♂♂	Zahl d. Fische ♀♀	Prozentzahl d. Männchen	χ^2
0 +	18	10	64,28	1,750
1 +	248	269	47,96	0,853
2 +	267	282	48,63	0,410
3 +	156	202	43,57	5,911
4 +	34	23	59,64	1,754
5 +	11	8	57,89	0,210
6 +	1	4	20,00	
7 +	0	4	0	5,143
8 +	1	1	50,00	

Zusammenfassung

1. Es wurde das Geschlechtsverhältnis von insgesamt 1542 Exemplaren der echten Karausche aus den Flußsystemen der Theiß (Südostslowakei), der Thaya und Elbe sowie auch aus einigen Teichen untersucht.

2. Bei den Exemplaren, die im Winter und im Frühling gefischt wurden, konnte man den Eintritt der Geschlechtsreife feststellen. Die Karauschen (jedoch nicht alle Exemplare) aus diesen Proben waren bereit, nach dem zweiten Winter ihres Lebens ins Laichgeschäft zu gehen. Jüngere Fische standen aus diesen

Proben nicht zur Verfügung, es konnte daher nicht beobachtet werden, ob auch jüngere Fische (Männchen) laichreif waren.

3. Das Geschlechtsverhältnis scheint im ganzen ziemlich ausgeglichen zu sein. Nur bei älteren Fischen von einzelnen Fundorten zeigt sich ein Überschuß der Weibchen.

Schrifttum

Bekker, V. E.: (Besonderheiten der Vitellogenesis bei den Weibchen der Karausche [*Carassius carassius* L.] unter Bedingungen der erhöhten Populationsdichte.) Russisch. C. R. Akad. d. Wiss. USSR, **121** (1958) 1086—89.

Busnitâ, T., A. Cristian, I. Steopoe, M. Nedelea und C. Drâgotoiu: Beitrag zur Kenntnis der Fortpflanzung des Giebels (*Carassius auratus gibelio* Bloch). Rumän. mit deutscher Zusammenfassung. Bul. Inst. Cercetări piscicol., **14** (1955) 15—24.

Drjagin, P. A.: (Der Geschlechtszyklus und das Laichen der Fische.) Russisch. Izvestija Vsesojuz. naučno issledovat. inst. ozer. i rečnogo ryb. chozjajstva (Vniorch), **28** (1949) 3—113.

— (Felduntersuchungen der Vermehrung der Fische.) Russisch. Izvestija Vniorch. **30** (1952) 3—70.

Golowinskaja, K. A., und D. D. Romaschow: (Über die Gynogenese bei der Silberkarausche.) Russisch. Trudy Vser. Nauč.-Issled. Inst. Prud. Ryb. Chozj. **4** (1947) 73—113.

Lieder, U.: Männchenmangel und die natürliche Parthenogenese bei der Silberkarausche (*Carassius auratus gibelio* Bloch, *Vertebrata, Pisces*). Die Naturwiss., **42** (1955) 21.

Libosvárský, J.: Age and growth of crucian carp from some Czechoslovak waters. Zool. listy, **12** (1963).

Rewniwych, A. I.: (Die Bedingungen der Naturbildung der Fischfauna im Beloje-See und Möglichkeiten ihrer Umbildung.) Russisch. Trudy Uralskogo otd. Vniorch, **4** (1949) 167—212.

Schäperclaus, W.: Die Züchtung von Karauschen mit höchster Leistungsfähigkeit. Z. f. Fischerei 2 N. F. (1953) 19—69.

Skóra, S.: Karausche (*Carassius carassius* L.) aus der Teichwirtschaft Gołysz. Acta Hydrobiol. **3** (1961) 91—112.

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Zahnanomalie bei einer Zwergantilope[1]

Von

Karl Heyden[2]

Mit 15 Abbildungen

(Eingegangen am 2. Januar 1963)

Bei Messungen für allometrische Untersuchungen an Schädeln der Cephalophinae, einer Unterfamilie der Bovidae, fand sich im Material des Berliner Zoo-

[1] Vortrag, gehalten auf der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde zu Tübingen, Oktober 1962.

[2] Karl Heyden, Kiel, Neue Universität, Institut für Haustierkunde.

Abb. 1. Oberkiefer einer Zwergantilope mit Milchgebiß

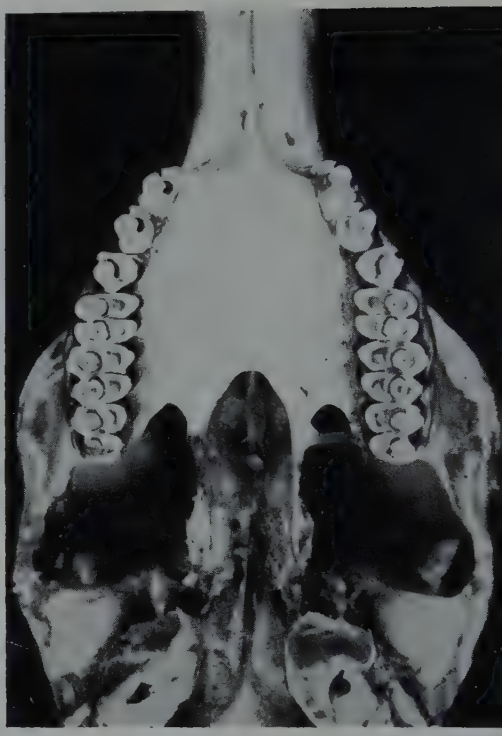


Abb. 2. Oberkiefer einer Zwergantilope mit Definitivgebi

logischen Museums und Museums für Naturkunde ein Schädel mit einer Anomalie der Praemolaren.

Es handelt sich um ein wahrscheinlich weibliches Stück des *Cephalophus caerulus melanorheus* Gray, des Fernando Po-Blauduckers, der auf Fernando Po, in Nordwest-Kamerun und Südost-Nigeria vorkommt. Es stammt aus dem Kamerun, und zwar aus dem Gebiet zwischen Dibamba und Sanaga, etwa 50 km südöstlich von Duala, und ist dort im Jahre 1910 mit 30 anderen Tieren derselben Subspecies am gleichen Ort erlegt worden. Als einziges weist nun dieses Exemplar eine bemerkenswerte Besonderheit in bezug auf die Gestaltung sämtlicher oberen Praemolaren und der P_3 im Unterkiefer auf.

Normalerweise sind die oberen Praemolaren der Bovidae besonders deutlich vom selenodonten Zahntyp, und zwar im Milchgebiß mit vier halbmondförmigen Höckern (Abb. 1), im definitiven Gebiß vereinfacht mit zwei halbmondförmigen Höckern (Abb. 2). Die Zähne sind von jeweils etwa rechteckiger

Abb. 3. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im Oberkiefer (total)

bzw. trapezförmiger Grundgestalt, wenn man den Oberkiefer von ventral betrachtet. Bei dem abweichenden Fall sind alle oberen Praemolaren fast kreisrund mit einer inneren Schmelzsäule, die von dem äußeren Schmelzring durch eine tiefe Einfaltung getrennt ist. Die Zähne gehören der 2. Zahngeneration an, und es ist besonders auffallend, daß alle eine gleichsinnige Anomalie zeigen (Abb. 3, 4, 5, 6, 7). Diese läßt sich nun keinesfalls als Abkauungserscheinung deuten. Wenn man dagegen annimmt, daß sich die mondsichelförmige Gestalt des Schmelzes durch irgendeine Störung weiter bis fast zum Kreis gekrümmt hat, läßt sich dieses Bild zwangloser aus dem normalen Typus herleiten. Eine Verbindungsbrücke zwischen dem inneren und dem äußeren Teil des Zahnes, sehr deutlich am P^4 des linken Oberkiefers (Abb. 5), weist vielleicht auf eine solche oder ähnliche Entstehungsmöglichkeit hin. Auch das Röntgenbild (Abb. 8, 9) spricht für eine solche Entstehungsart und zeigt außerdem die Bewurzelung der Zähne.

Abb. 4

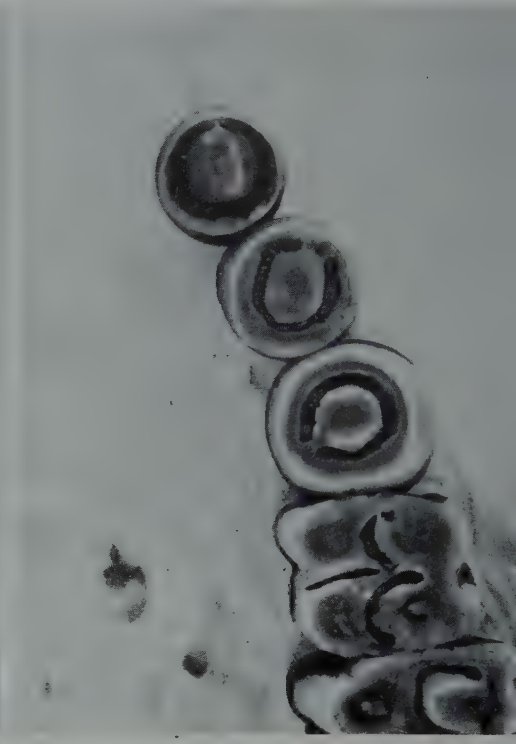


Abb. 5

Abb. 4. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im rechten Oberkiefer (von ventral)

Abb. 5. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im linken Oberkiefer (von ventral)

Abb. 6. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im rechten Oberkiefer (lateral)

Abb. 7. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im linken Oberkiefer (lateral)

	rechts	links
P^2 ⌀	4,7 mm	4,8 mm
P^3 ⌀	5,3 mm	5,2 mm
P^4 ⌀	6,2 mm	6,1 mm
Länge der Praemolarenreihe	15,4 mm	15,1 mm

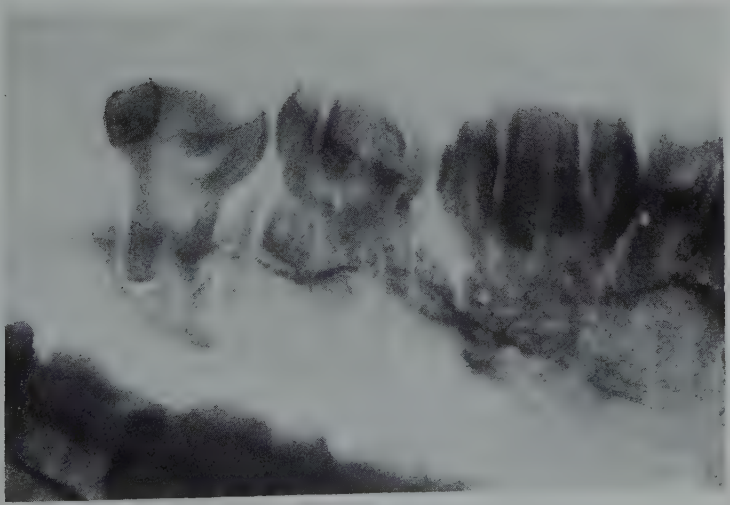


Abb. 8. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im rechten Oberkiefer (Röntgenbild, lateral)

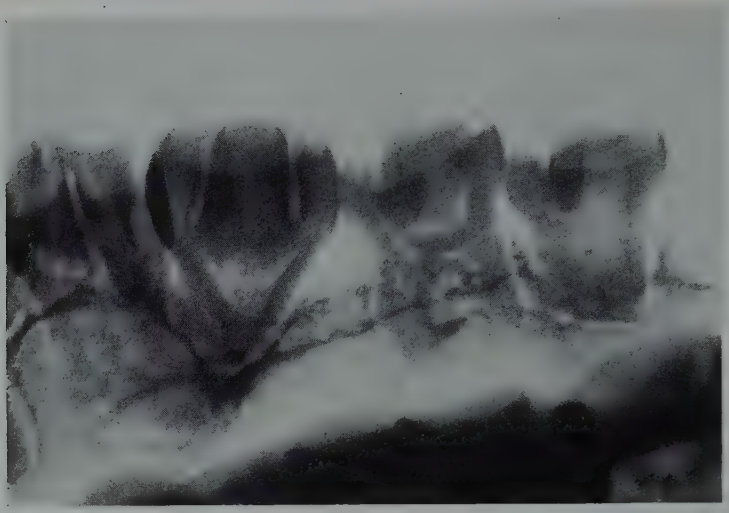


Abb. 9. Anomalie der Praemolaren der Zwergantilope im linken Oberkiefer (Röntgenbild, lateral)

Abb. 10

Abb. 11

Abb. 10. Anomalie des P_3 der Zwergantilope im linken Unterkiefer (von dorsal)
Abb. 11. Anomalie des P_3 der Zwergantilope im rechten Unterkiefer (von dorsal)

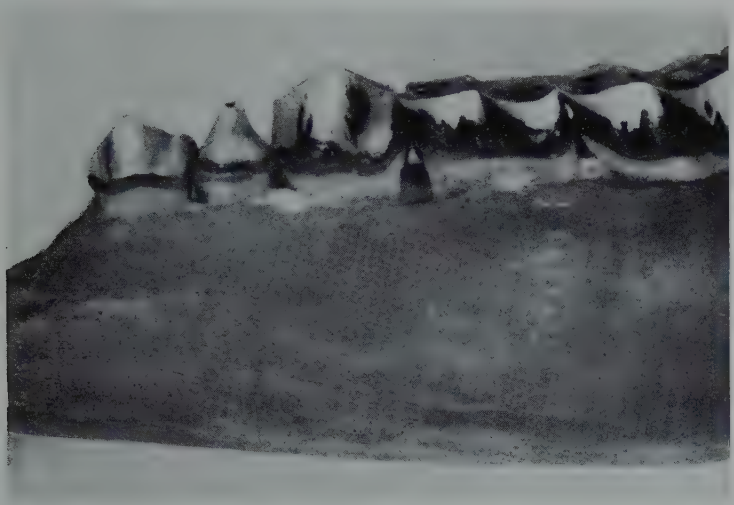


Abb. 12. Anomalie des P_3 der Zwergantilope im linken Unterkiefer (lateral)

Der Befund, daß die gesamten oberen Praemolaren eine gleichartige Veränderung aufweisen, legt die Vermutung nahe, daß dieses Verhalten auf irgendeine Weise genetisch bedingt sein könnte.

Im Unterkiefer hat der P_3 beiderseits eine ausgesprochene Kegelform (Abb. 10—15). Die übrigen Praemolaren sind durchaus normal gestaltet.

Weil nun Zahnformel, -form und -gestaltung sehr häufig zu taxonomischen Bewertungen herangezogen werden, sei über diese Anomalie hier berichtet. Der

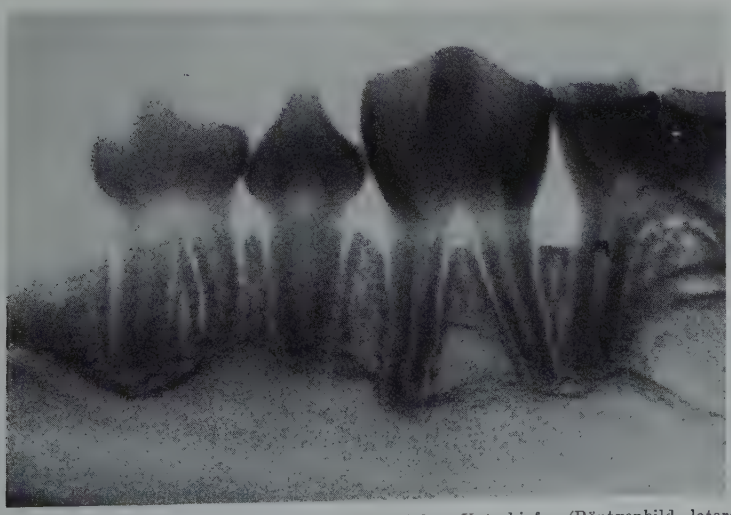


Abb. 13. Anomalie des P_3 der Zwergantilope im linken Unterkiefer (Röntgenbild, lateral)

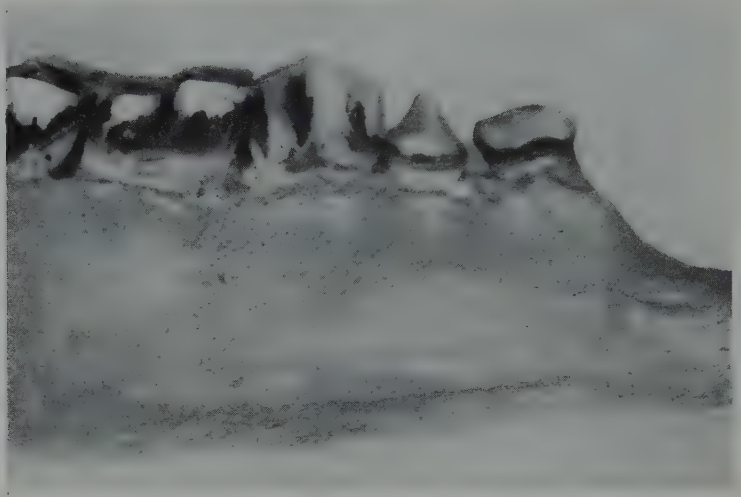


Abb. 14. Anomalie des P_3 der Zwergantilope im rechten Unterkiefer (lateral)

gesamte vorgelegte Befund mag zeigen, welche ungewöhnlichen Änderungen des Zahnbildes eintreten können, ohne daß man dafür etwa schon eine neue systematische Kategorie berechtigt herleiten könnte. Zum ersten hat hier nämlich diese Veränderung keinen weiteren Einfluß auf das Tier in seiner Gesamtheit gehabt. Zum anderen ist nach dem übrigen Material vom gleichen Fundort zu schließen, dieses Stück ein Einzelexemplar mit einer allerdings bemerkenswerten Anomalie der Praemolaren geblieben.

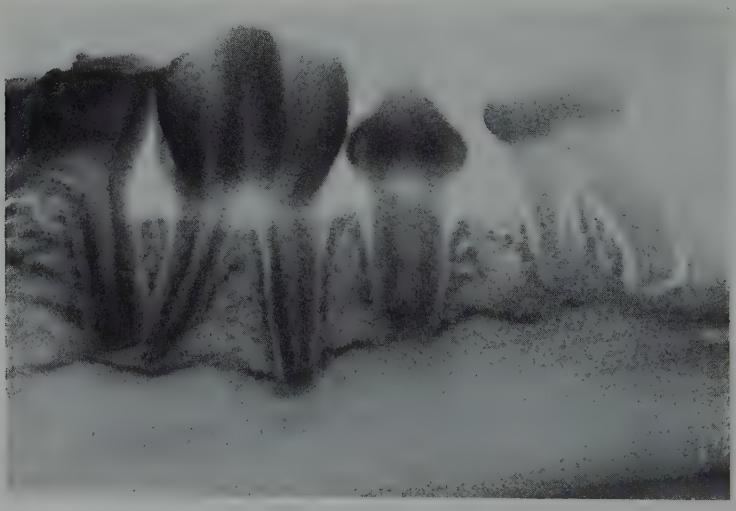


Abb. 15. Anomalie des P_3 der Zwergantilope im rechten Unterkiefer (Röntgenbild, lateral)

Aus der Ornithologischen Abteilung des Museums Alexander Koenig in Bonn
(Leitung: Professor Dr. G. Niethammer)

Die Verbreitung des Rotschenkels, *Tringa totanus* (L.)

8. Mitteilung: Zug in Norwegen und Schweden sowie Winterquartiere der dort heimischen und durchziehenden Rotschenkel[1]

Von

Walther Thiede[2]

Mit 1 Abbildung

(Eingegangen am 12. November 1962)

Vorliegende Arbeit ist Teil einer umfassenden Monographie über Verbreitung und Zug des Rotschenkels [*Tringa totanus* (L.)] in der Alten Welt. Das Ziel ist, die nahezu unübersehbar gewordene Flut der Veröffentlichungen kritisch auszuwerten, um damit ein solides Fundament für weitere Forschungen und Beobachtungen zu geben. Gleichzeitig zeigt die Untersuchung die Lücken auf, die unser Wissen über Zugablauf und Überwinterung der Rotschenkel noch hat.

Zug in Norwegen

Norwegen erstreckt sich über 13 Breitengrade. Dies bedingt, daß auch die Ankunftszeiten im Lande sehr verschieden sind. Bei Fredriksstad (59.13 N, 11.00 E) im äußersten Südosten des Landes lag die Ankunftszeit im Mittel von 7 Jahren am 13. April, die früheste Ankunft 1887 am 27. März (Thome 1926). Auch im Südwesten, in der küstennahen Landschaft Jaeder (58—59° n.) erscheint er manchmal schon Ende März, so am 27. 3. 1882 bei Stavanger (B 54) und 25. 3. 1922 (5 Stück) bei Klepp (58.46 N), Jaeren (B 86). Bei Stavanger kam der Rotschenkel im Mittel von 12 Jahren (1904—1920) am 23. April, frühestens zweimal am 16. (1912 und 1914) und spätestens am 2. 5. (1919) und 3. 5. (1917) an (Asche-Moe 1920). Die Masse erreicht Südnorwegen im Laufe des Monats April (B 72); Trondheim wird im Mittel ebenfalls in der zweiten Aprilwoche erreicht (Storm 1913).

Die nördlicheren Teile Norwegens erreicht der Rotschenkel dagegen erst später. Schon an der Küste von Helgeland (um 66° n) liegt die Ankunft erst Mitte Mai (B 74). Auch in landeinwärts gelegenen Gebieten Süd- und Mittel-Norwegens kommt er erst im Mai an, wie die Ankunftsdaten von Steinkjer (64° n) am äußersten Nordrand des Trondheim-Fjordes zeigen:

Die Ankunft lag (D_7) am 17. Mai (frühestens 11. 5. 1927, spätestens 24. 5. 1921; B 75). In Voss (60.39 N, 6.25 E) Ankunft zwischen 17. und 26. Mai (3 Jahre; B 42)! — In Mittel-

[1] Teil einer Dissertation der math. naturw. Fakultät Univ. Bonn, Leitung: Prof. Dr. G. Niethammer. „Vorläufige Mitteilung."

[2] Walther Thiede, Hamburg 46, Holunderweg 21.

Norwegen im Innern regelmäßiger Zug, z. B. bei Mosjön (65.45 N, 13.30 E) im Helgeland im Mai, so 23. 5. 1928, 11. 5. 1929, 24. 5. 1930 (Hauptzug), 11. 5. 1931, 19. 5. 1932 und 13. 5. 1934 (Svendsen 1929—35).

Der Frühjahrszug hält im südlichen Norwegen im April und im Mai an. Dabei zieht unser Vogel nicht nur längs der Küste gen Norden, sondern folgt auch nach Norden gerichteten Talsystemen landeinwärts. Berichtet wird dies von der Oslo-Bucht, wo alljährlich im April die Rotschenkel die Bucht hinauf fliegen, von dort nordwärts zum Tyrifjord (60.00 N, 10.20 E) ziehen und von da längs der Ostseite des Fjords zum Storelv und weiter nordwärts zum langgestreckten Ransfjord gelangen, dem sie entlang folgen. Durch dieses einfache und leicht befliegbare Einfallstor kommen im Frühjahr die Rotschenkel schnell ins Herz Süd-Norwegens und können ohne große Verzögerung und Umwege ihre Brutplätze erreichen. Die Entfernung vom Eingang des Oslo-Fjordes bis zum Nordende des Ransfjordes beträgt in Luftlinie 180 km (Iversen 1922). — Auch die an der Küste nordwärts strebenden Rotschenkel schwenken, sobald sie in die Nähe ihrer Brutplätze kommen, zum Lande ein und fliegen die Fjorde und Täler (hier in nordöstl. und östl. Richtung) entlang. So zogen bei Surendal (63.00 N, 8.43 E) in Nordmöre Rotschenkel am 17. Mai durch (Musters 1927). — Obwohl bisher Nachweise durch Beringung fehlen, gilt es als sicher, daß von der norwegischen Küste her das Innere nicht nur Norwegens, sondern auch Schwedisch-Lapplands (s. u.) besiedelt wird. In ausgesprochenen Walddistrikten, wie in Kroken (59.26 N, 9.45 E) auf der Grenze der Landschaften Vestfold, Buskerud und Telemark, erscheint er auch in der Zugzeit nicht und ist dort eine große Seltenheit (Krogh 1933).

Nordnorwegen. An der Westküste, auf den Lofot- und Vesterål-Inseln nicht vor 2. Hälfte Mai ankommend (B 41), in Tönsnäs bei Tromsö 1889 am 8. 5. (Walter 1890). — Sehr genau kennen wir die Verhältnisse in Ostfinmarken. Bei Nyborg im Innern des Varanger Fjordes lag die Ankunft Mitte Mai (B 20); bei Vadsö am östl. Nordrand des Fjordes beobachtete Blair (1927) das Eintreffen am 15. 5. 1926. 1926 war ein kalter und später Frühling, Blair, der am 3. auf der Halbinsel Varanger eintraf, fand die Halbinsel noch als ein ödes Schneefeld. Während der darauffolgenden Woche erschienen Zugvögel in sehr kleiner Anzahl. Zwei Tage, bevor die Rotschenkel erschienen — am 14. 5. — hatte Tauwetter eingesetzt (am 7. 5. kamen der erste Austernfischer, *Haematopus ostralegus*, am 15. 5. 2 Brachvögel, *Numenius* sp., an) (B 3). — Sommerfeldt notierte für die Jahre 1852/59 die Ankunft am Varangerfjord zwischen 12. und 23. Mai (Collett 1877). — Für die Küste Südvarangers wird als normale Ankunftszeit die dritte Maiwoche genannt (B 72), bisweilen Ankunft vor Mitte Mai: im Mittel am 21., frühestens am 13. 5. (1897). 1895 erschien der erste Rotschenkel ausnahmsweise bereits am 28. April (!, Druckfehler?) (B 30).

Im Oberen Pasvik-Tal bei Hestefos (südlich Südvaranger) (69° n) beobachtete Schaanning in verschiedenen Jahren (1901—1911) Eisaufbruch und Ankunft der Vögel:

	Eisaufbruch	Rotschenkel-Ankunft
1904	15. 5.	23. 5.
1906	29. 4.	18. 5.
1908	18. 5.	21. 5.
1912	15. 5.	30. 5.
Mittel:	11. 5.	23. 5. (B 26).

Die Tabelle zeigt, daß in Jahren mit spätem Eisaufbruch die Rotschenkel „zu früh" erscheinen. Die Rotschenkel dringen im Frühjahr von Norden her, von der Küste, südwärts in die Täler Südvarangers und das Fjell vor. — Bei Kirkenes Ankunft einmal am 26. 5. 1925 (WESSEL 1926). Ankunftsdaten ostwärts des Pasvik-Elf sind nicht bekannt geworden (siehe Brutverbreitung).

Der Rotschenkel erscheint im nördlichsten Norwegen demnach im Mittel 39—41 Tage, nahezu 6 Wochen, später als am Südende Norwegens, in Frederiksstad (Mittel: 13. 4.; Oberer Pasvik: 23. 5.; Südvaranger-Küste 21. 5.).

Mitte Mai befinden sich (auf Jaeren in Südnorw. beringte) Rotschenkel noch in Frankreich:

10. 5. 1953, geschossen Charente-Maritime, Frankreich;
12. 5. 1949, geschossen bei Capbreton (Landes), SW-Frankreich,

während ein Vogel aus Troms bereits am 1. 6. von dort zurückgemeldet werden konnte.

Die Zeit, die der Rotschenkel im hohen Norden zur Fortpflanzung hat, ist sehr kurz. Im Mittel wurde das 1. Ei am 16. 6., frühestens 9. 6. (Südvaranger) gefunden (B 30). Nehmen wir die Angaben GROSSKOPFs (1958) von Wangerooge zu Hilfe, so ergibt sich folgendes Schema:

Vollgelege 15. 6. (früh), 22. 6. (Mittel), Schlüpfen 8. 7. bzw. 15. 7., flugfähige Brut 7. 8. bzw. 14. 8. Mitte August — bei günstigen Bedingungen — können demnach im Mittel die Rotschenkel flügge sein. Schon Ende August fällt in Lappland oft der erste Schnee! Und selbst im Juli liegen die Nachttemperaturen oft um 1 °C. PÄSSLER gibt für die Gegend von Nyborg/Varangerfjord an, daß die Rotschenkel Anfang September abziehen (B 20). PÄSSLERs Datum paßt gut in den Ablauf, aber wir wissen bisher nichts Weiteres.

Unser Wissen über den Herbstzug der Rotschenkel im nördlichen und mittleren Norwegen ist nahezu Null: lediglich SCHAANNING traf im Oberen Pasvik-Tal bei Hestefos (69° n) einmal 2 R. am 5. 8. 1905 (B 26), und SOOT-RYEN (1935) weilte vom 13. bis 28. 8. 1933 auf Måkesjär (70.11.03 N, 19.00.07 E) an der nordnorw. Westküste, währenddessen am 14. 8. ein Trupp von 8 Rotschenkeln einige Stunden anwesend war.

Allgemein gibt LÖVENSKIOLD (B 72) für Norwegen an, daß der Herbstzug in der zweiten Augusthälfte und ersten Septemberhälfte verläuft. Einzelne bleiben bis in den Oktober. Literaturangaben fanden sich erst wieder für das schon recht südlich gelegene Trondheim: im inneren Teil des Fjordes ist der Rotschenkel ein allgemeiner Durchzügler (B 75), bei Trondheim beobachtete

J. Schinz (in litt.) einen Trupp aus 24 Stück am 5. 8. 1926 auf Schlick (sicherlich nichts Ungewöhnliches zu dieser Zeit an der mittleren Westküste Norwegens, aber man findet hierüber nur spärliche Angaben).

Erfreulich zahlreich sind die Angaben aus Südnorwegen. Wie im Frühjahr wird auch im Herbst wiederum die Ramsfjord-Oslofjord-Route eifrig benutzt, nur diesmal in (generell) südlicher Richtung. Der Durchzug verläuft auf dieser Route im August (Iversen 1922). Auch in den anderen Tälern zieht der Rotschenkel zu dieser Zeit — im August— nicht selten: bei Djup im Hallingdal (etwa 60.40 N) hörte ihn Bernhoft-Osa Ende August abends oft (1925; B 43).

An der Küste Südnorwegens verläuft um die gleiche Zeit ein reger Zug, der gegen Mitte des Septembers hin ausläuft. Dann ist der Rotschenkel an vielen Orten recht häufig, wie etwa auf Jaeren (58.45 N, 5.30 E) südlich Stavangers, wo zur Zugzeit viele Rotschenkel beringt werden, oder bei Gausel/Jaeren (58.56 N, 5.47 E; B 76). Wir besitzen sogar ausführliche Dauerbeobachtungen von Jaeren:

Im Juli (1947) beobachtete Möller (1948) den Herbstzug auf Jaeren. Die ersten R., 3 Stück, kamen am 10. 7. bei schönem, warmem Wetter, sieben Tage später kamen 10—12 bei schönem Wetter und frischer Brise aus SW; auch am folgenden Tage, 18. 7., bei gleichen Wetterbedingungen zählte Möller 3 R. Am 20. bei warmem Wetter und frischer Westbrise kamen einzelne R. und kleine Trupps, am folgenden Tage, bei frischem Wind aus S, gleich 50—60 in einem großen und einigen kleinen Trupps nach Jaeren. Auch am darauffolgenden Tage bei gleichem warmem Wetter und Wind aus Süd waren die R. zahlreich; etwa 100 wurden gezählt. Der Herbstzug ist also bereits kräftig im Gange. Die nächsten Tage bestätigen dies. Am 23. ziemlich viele R., morgens kühleres Wetter, schwacher Wind. Während des Nachmittags kommen neue R. in kleinen Trupps von Norden her ziehend längs des Strandes. Viele R. ziehen durch am 24., und 10—15 am 25. 7., einem kühlen, windigen Tage. Am 26. 7. nochmals „en del" und am 27. einige wenige erscheinend. — Bernhoft-Osa (1948, 1949) gibt Zahlenserien von Revtangen/Jaeren aus dem Herbstzuge 1947 und 1948 wieder. Es wurde beobachtet vom 5. 8. bis 7. 9. 1948 und vom 24. 8. bis 9. 10. 1947. Danach wurden gezählt im August (1948) in der ersten Hälfte 188, in der zweiten 190 durchziehende R., im September (1947) 1. Hälfte 27 und 2. H. 7 und schließlich im Oktober (bis 9.) noch 6. Da die schönen Angaben Möllers sich leider nicht in Zahlen ausdrücken lassen, ist eine Wiedergabe in graphischer Darstellung schlecht möglich. Aber auch ohne das erkennt man, daß in der ersten Julihälfte drei, in der zweiten Juli- und beiden Augusthälften dann aber „Hunderte" durchkommen. Danach ziehen kaum noch welche durch; von den 27 in der ersten Septemberhälfte durchgezogenen R. passierten allein 18 in den ersten drei Tagen. Die letzte Beobachtung erfolgte am 5. 10. (1). Daß der Herbstzug Anfang September ausklingt, bestätigen andere Beobachtungen aus Südwest-Norwegen. Naerland (1931) beobachtete den Vogelzug bei Närbö/Jaeren frühmorgens an den Sonntagen des September und Oktober. Lediglich am ersten, dem 7. 9. (1930), zogen R. durch: um 7 h 5 nach S, 5 m hoch, um 8.10 h 13 nach S, 15 m hoch fliegend. Es war klares Wetter und ein frischer SO blies.

Einige englische Ornithologen beobachteten im September und Oktober beim Leuchtturm Lista (58.05 N, 6.35 E). R. wurden selten im September beobachtet, manchmal gar nicht (bis zu 16 Stück gemeinsam). Nicht im Oktober (Griffin, Harrison u. Swales 1956 = B 57, Griffin u. Nisbet 1953, Hyatt u. Mylne 1952, Hyatt, Williams u. Mylne 1951, Swales 1954). Auf der Insel Utsira beobachtete Edberg (1956) vom 13. bis 24. 9. 1954 und konnte lediglich an zwei Tagen, am 17. einen und am 18. zwei Rotschenkel fest-

stellen. Am 17. herrschte ein kräftiger NW mit nahezu Sturmstärke und einzelnen Regenschauern. Der Rotschenkel kam um 8.40 h auf einem Feld im Inselinnern zur Beobachtung. Schließlich schreibt COLLETT 1864 (B 49), daß der R. die Gegend von Oslo im September verlasse.

Starker Zug wurde in Südnorwegen im Herbst ab Mitte Juli bis Ende August, im September schnell auslaufend, beobachtet. Wo aber ziehen die norwegischen Rotschenkel hin? Während des Herbstzuges kommt es vor, daß manche umherstreunen und keineswegs immer in südlicher Richtung ziehen. Ein am 8. 8. auf Jaeren beringter R. gibt hierüber Auskunft. Er wurde am 30. 8. desselben Jahres 300 km nordöstlich im Innern Südnorwegens zurückgemeldet (SCHAANNING 1949). Die „anderen" nehmen ihren Zug in südlicher und südwestlicher Richtung auf. Von den bisher 10 bekanntgewordenen Herbstwiederfunden in Norwegen beringter R.

2.	o	14. 8. 1956	juv.	Jaeren	+ 17. 8. 1956	Limfjord, Dänem. 310 km OSO nach 3 Tagen;
3.	o	29. 8. 1954	ad.	Jaeren	+ 9. 9. 1954	Ringköbing Fjord, Dänem., 360 km OSO nach 11 Tagen;
4.	o	19. 8. 1948	—	Jaeren	+ 7. 9. 1948	Norderney;
5.	o	15. 8. 1948	ad.	Jaeren	+ 15. 9. 1951	Philippine, Zeeland, Niederl., 830 km SW;
6.	o	15. 8. 1948	—	Jaeren	+ 18. 9. 1948	Seine-Mündung, Calvados, Frankr.;
7.	o	15. 9. 1949	—	Jaeren	+ 9. 10. 1949	Dep. Gironde, Frankr.;
8.	o	20. 6. 1956	pull.	Vestfold	+ 1. 11. 1956	Morbihan, Frankr. 1550 km SW;
9.	o	26. 8. 1950	ad.	Jaeren	+ 21. 10. 1950	Malica-See, Dakar (14.40 N, 15.10 W), Senegal, nach 56 Tagen;
10.	o	20. 8. 1955	—	Jaeren	+ 10. 1955	Cap Vert (14.45 N, 17.35 W), Senegal, nach über einem Monat

läßt sich ersehen, daß sie der westeuropäischen Küste folgen und bis zu den Küsten Westafrikas vordringen. Wie zügig diese Vögel ihrem Winterquartier zustreben, zeigt Nr. 9, der bereits nach 56 Tagen bei Dakar war, d. h. die mittlere Reisegeschwindigkeit auf der nahezu 6500 km langen Küstenstrecke betrug täglich rund 120 km. Die MR dieses Vogels unterscheidet sich in nichts von der der Nr. 2, die die kurze Strecke von 310 km in drei Tagen zurücklegte.

Lediglich ein echter Winter-Wiederfund liegt vor und dazu noch eine Ausnahme darstellend (sehr wahrscheinlich ein auf Jaeren auf dem Durchzuge beringter Isländer):

o 9. 9. 1958 Jaeren + 15. 1. 1959 Frederikshavn (57.27 N, 10.30 E), Dänemark, 330 km SO.

Demnach überwintern die norwegischen (genauer, die durch Jaeren im Herbst ziehenden kontinentaleuropäischen) Rotschenkel nicht im Bereich der west- und südeuropäischen Küsten, sondern ziehen nach Westafrika. Das Winterquartier ist bisher unbekannt, da wir lediglich die beiden Senegalfunde aus dem Oktober haben.

Woher stammen die durch Jaeren ziehenden kontinentaleuropäischen Rotschenkel?

o 14. 8. 1948 ad. Jaeren + 19. 7. 1951 Ryfylke, Rogaland, 50 km NNW,
o 26. 8. 1951 Jaeren + 15. 7. 1957 Vesterålen, 1255 km NNE.

Leider wurden bisher im Norden Norwegens (und Schwedens) kaum Rotschenkel beringt (Bernhoft,Osa 1950—1964, Holgersen 1957, Schaanning 1931 a).

Vergessen werden sollte aber nicht, daß die Rotschenkel Südwestnorwegen auch über See — südwestwärts ziehend — verlassen können. Murray (1928, 1930) beobachtete in der Nordsee am Nordostrand der Doggerbank an drei verschiedenen Tagen ziehende Rotschenkel:

19. 7. 1927 10 R., Nordwind, Regen, auf 55.25 N, 4.50 E.
14. 6. 1928 1 R., starker Ostwind, schlechte Sicht, 55.15 N, 5.30 E.
23. 8. 1928 1 R., schwacher SSW, 55.15 N, 4.35 E.

Zusammenfassung

Im Frühjahr erscheint die Masse der norwegischen Rotschenkel im Süden des Landes während des Aprils, die nördlichen Teile werden dagegen im Mittel sechs Wochen später erreicht. Den Monat Mai hindurch ziehen auch nördliche Populationen durch Südnorwegen, wohl auch noch zu Anfang Juni. Mitte Mai befinden sich (auf Jaeren beringte) Rotschenkel noch in Frankreich; ein Vogel aus Troms ist am 1. 6. am Ort zurück.

Der Herbstzug setzt um die Mitte des Monats Juli ein und beherrscht den ganzen August. Er klingt im September aus. Im Winter verbleiben im südwestnorwegischen Küstenbereich einige isländische Rotschenkel. Die norwegischen und durch Norwegen im Herbst ziehenden kontinentaleuropäischen Rotschenkel dagegen folgen den westeuropäischen Küsten und haben ihre bisher unbekannten Winterquartiere südlich Senegals/Westafrika.

Zug in Schweden

Frühjahrszug. Bekanntlich wird Schweden von zwei getrennten Populationen des Rotschenkels bewohnt, so daß es zweckmäßig ist, diese jeweils für sich zu behandeln. In Südschweden kommen die ersten Rotschenkel im allgemeinen im Laufe des Aprils zurück. In der südlichsten Provinz, in Schonen, gewöhnlich in den ersten Apriltagen (B 224), z. B. in der Skälderbucht (B 198); früheste Termine liegen hier und in der nördlich anschließenden Küstenprovinz Halland Ende März:

1. 1945, am 26. 3. auf den HåslövsWiesen im Kirchspiel Gust. Adolf (Viby), südöstl. Kristianstad, NO-Schonen (B 224),
2. 1956, am 29. 3. (Lennerstedt beob.) und
   1957, am 23. 3. (Rudebeck, Ulfstrand beob.) am Kranke-See (B 227),
3. 1955, am 27. 3. einige R. Mündung des Rönneå, Skälderbucht, NW-Schonen, angekommen (Mattson 1955),
4. 1950, 1951, 1953, 1956, 1954 und 1957 auf Getterö bei Varberg, Westküste Provinz Halland, am 25. 3. (1 Ex.) resp. 24. 3. (3), 24. 3. (10), 26. 3. (2), 29. 3. (2) und 21. 3. (1) ankommend (Reuterwall in litt., siehe Tabelle).

An der Westküste Südschwedens, auf der Insel Getter vor Varberg, kamen die ersten Rotschenkel im Mittel von 8 Jahren am 27. 3. an! Ein sehr frühes

Datum (vgl. B 111). Die Angaben H. Nilssons u. a. (1887) und Bothéns (1902) aus den nur wenig nördlicher gelegenen Küstengebieten Göteborgs und Bohusläns sind unbrauchbar [mittlere Ankunft in 4 Jahren (1882/90) 5. Mai, frühestens am 30. 4. 1882], die Rotschenkel kommen ganz gewiß eher dorthin (Lennerstedt, Lepiksaar mündl.). An der Ostküste Südschwedens Erstankunft auf Nord-Öland einmal am 10. 4. (1886; B 215); bei Borgholm/Kalmarlän am 8. 4. (1887; B 216); schließlich auf Gotland Ankunft an den Brutplätzen im Lina-Moor im Osten der Insel während des Aprils, zeitigst am 4. 4. 1953 (Jansson 1961), auf Stora Karlsö gewöhnlich im späten April (B 127) und auf Fårö Mitte April. — Im südlichen Stockholmer Schärenhof erschienen sie zwischen 11. 4. und 2. 5. (Ekbohrn 1899, B 111). Nach den langjährigen Beobachtungen R. Söderbergs am Hornborga-See im Innern Västergötlands erscheinen die dortigen Brutpaare in der ersten Maihälfte, relativ spät (1940 am 1. 5.; B 210).

Über den Verlauf des Frühjahrszuges ist sehr wenig bekannt. Alle bisherigen Beobachtungen sprechen dafür, daß im Frühjahr der Durchzug an Rotschenkeln durch das Innere Südschwedens gering ist und sich vor allem auf einheimische und nahebei wohnende Gruppen beschränkt. Im Frühjahr zogen beispielsweise nordwärts durch den Kalmarsund 1958 13, 1959 97 Rotschenkel, im Herbst dagegen 447 bzw. 229 R. in südlicher Richtung (Edberg 1960) und von Falsterbo im äußersten SW wurden für den Tageszug zwischen 1. 4. und 31. 5. 1955 2 einfliegende und 7 verkehrt ziehende Rotschenkel gemeldet! Eine wirklich unwahrscheinlich geringe Anzahl (Ulfstrand 1959 b). Herrn Reuterwall, Varberg, verdanke ich ein Diagramm über die Anzahl anwesender Rotschenkel auf Getterö vor Varberg in der Zeit vom 1. 1. 1950 bis 30. 6. 1957 (Abb. 1). Diese vorbildliche Arbeit (unveröffentl.) gibt uns einen ersten Einblick in den Ablauf des Frühjahrszuges in Südschweden. Nahezu einen Monat nach Eintreffen der ersten Exemplare beginnt erst das Gros zu folgen und die Population erreicht ihre endliche Brutstärke gegen Ende April oder zu Anfang Mai (häufiger). Nur im Jahre 1956 läßt sich ein etwas stärkerer Durchzug fremder Rotschenkel für die Zeit vom 3. bis 17. Mai ablesen, in den anderen Jahren sind es nur wenige Rotschenkel, die zu gleicher Zeit anwesend sind und damit potentielle Durchzügler sein können. Woher kommen die Rotschenkel von Getterö? Sie scheinen ihren Brutplatz von Süden her zu erreichen, in dem sie der halländischen Küste nach Norden folgen. Im südlicher liegenden Heidereservat Steninge, wo keine Rotschenkel brüten, sind sie zur Frühjahrszugzeit nicht selten (B 141) und auch in der Skälderbucht spielt sich einiger Durchzug ab. Jedenfalls ziehen in Norwegen beheimatete Rotschenkel n i c h t entlang der schwedischen Westküste; diese werden vielmehr in breiter Front Dänemark nordwärts durchziehen und unmittelbar Südnorwegen und höchstens Bohuslän anfliegen, oder auch von Schottland her ihr Ziel ansteuern. (Wir sind aber ganz ungenügend über den tatsächlichen Verlauf des Frühjahrszuges des Rotschenkels nach dem nordwestlichen Südschweden und südöstlichen Norwegen unterrichtet.)

In V ä s t e r g ö t l a n d alljährlich im Innern auf dem Frühjahrszug (Axelson, Vårgårda in litt., A. Gunnarsson, Fritsla in litt.), ja nach Auskunft

A. Gunnarssons (in litt.) sogar „allmän" während des Frühjahrzuges bei Fritsla und „hörs ständigt under vårnätterna" im Tal des Viska, der in südwestlicher Richtung von Borås kommend, nördlich Varberg ins Meer mündet. Auch die Getteröschen Rotschenkel kommen im Frühling nachts an und Reuterwall (in litt.) fügt hinzu, daß „mehrere fliegen längs des Flusses Viskan gegen Norden (Nordosten) nach der Rast weiter". Hiermit ist die Verbindung zu den Beobachtungen Gunnarssons hergestellt. Einflug in das Innere Südschwedens erfolgt auch südlicher, denn nach Baron von Essén (in litt. an B. Flach) zieht er in geringer Anzahl am Kävsjö (57.58 N, 14.00 E) → weiter Vättern → Tåkern. Axelson beobachtete im westl. Västergötland nördlich Borås. Weiterflug längs des Vänern und Vättern. II. Wigsten (in litt.) teilte mir mit, daß der Rotschenkel „förekommer, fast sparsamt, som genomflyttare vid de flesta sjö — och mossområden inom Jönköpings län. Det förefaller som den skulle följa ett visst stråk över Vättern och Visingsö". —

Am westlichen Ufer des Vänern ist Durchzug des Rotschenkels im Frühjahr vom Köttsjö, nördlich Melleruds (58.47 N) bekannt geworden (Landin 1953); in geringer Anzahl alljährlich am Hullsjö auf dem Frühjahrszug, einmal am 26. 5. 1959 sogar 50 Ex.; Ankunft 13. 4. 1958, 24. 4. 1959 und 16. 4. 1960 (Nilsson 1961). An den kleineren Seen zwischen Vänern und Vättern nur ausnahmsweise auftretend: Hornborgasjö (Söderberg 1947 = B 210), See Östen (58.34 N, 15.55 E; A. Olsson 1936).

In der Östergötland-Ebene amTåkern „sparsamt" während des Zuges rastend (B 182) und am Roxen-See, 50 m östl. des Tåkerns, nur ab und an während des Frühlings und Sommers anwesend (Hedeby 1925). Frühjahrsdurchzug im Innern Südschwedens daher wahrscheinlich von der schwedischen Westküste her in nordöstlicher Richtung über Vänern und Vättern weiterlaufend, nicht östlich davon in Småland und Östergötland. An den nördlich des Vättern gelegenen Seen, wie Hjälmaren (direkt östlich Örebros), Kvismaren und Tysslinger (westlich Örebros, 59.22 N, 15.04 E) in Närke, zieht er dann auch konsequenterweise „allmän i vår" durch (B 96).

Nun beobachtete Kolthoff (1897, in B 111), daß der Frühjahrszug der Rotschenkel „över södra Sverige i två repriser" verlaufe. Und zwar folge dem ersten Schub vom April ein neuer Schub zu Beginn oder Mitte Mai nach nördlicher gelegenen Gegenden. Es ist zur Zeit nur bedingt möglich, die Heimat dieser zweiten Welle anzugeben. Ein Blick auf Reuterwalls Diagramm zeigt jedoch, daß gerade südschwedische Rotschenkel in der Masse erst zu Beginn des Monats Mai erscheinen. Und Söderbergs Rotschenkel vom Hornborgasjö kamen ja auch erst Anfang oder Mitte Mai an. Es bleibt also möglich, daß es sich hierbei lediglich um das Gros der südschwedischen Rotschenkelpopulation handelt, einschließlich der upländischen und finnischen Küstenpopulationen.

Im Innern Uplands brütet der Rotschenkel nicht an den Gewässern, ist aber zur Zugzeit im Frühjahr dort beobachtet worden.

so am Angarnssjö 6. 5. 1937, 12. 5. 1946, 15. 5. 1949. Daten, die gut in die 2. Welle passen (Durango 1937, B 99, Vår Fågelv. 8, p. 146, 1949). Auch alljährlich im Frühling bei Skokloster, Nordmälaren, durchziehend (v. Essén 1941) und längs der Küste Uplands, wie bei Ledskär, Nordupl. (Lövstabucht), wo er dann „allmänna" ist (Norling u. a. 1956).

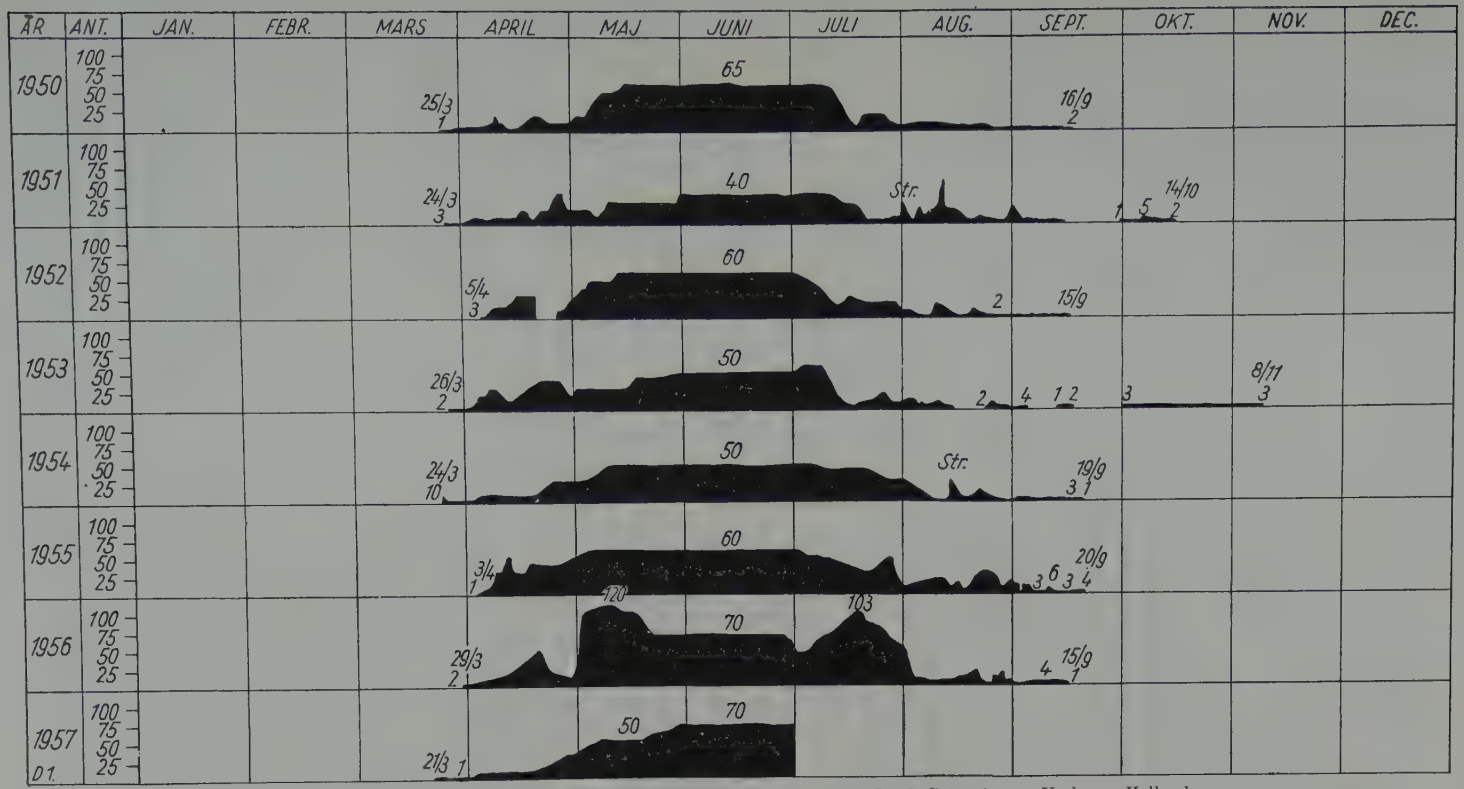


Abb. 1. Diagramm anwesender Rotschenkel im Jahreslauf auf der Insel Getterö vor Varberg, Halland, Südwestschweden. 1950—1957 (Juni). Original von O. REUTERWALL, Varberg

Die nordschwedische Rotschenkelpopulation hingegen — die ja recht bedeutend an Zahl ist — scheint einen anderen Weg zu nehmen und Südschweden nicht oder kaum zu berühren. LÖNNBERG (1926) schloß dies aus den Gegebenheiten des Herbstzuges (s. u.), wo diese Population offensichtlich in SW-Richtung längs der norwegischen Küste wandernd das Land verläßt. Er folgerte, daß dann auch im Frühjahr der Rotschenkel denselben Weg nähme, denn sicherlich seien sie früher einmal auf diesem Weg ins nordschwedische Fjällgebiet eingewandert, zu einer Zeit, „då en serie av isdämda sjör i västra delen av Nordsverige avbördade sitt vatten genom Norge till havet där" und nicht wie heute nach Osten, wo seinerzeit das östl. Norrland noch mit Eis bedeckt war. — Ja, noch heute fiele die Rotschenkelverbreitung im schwedischen Fjäll nahezu mit der ehemaligen Verbreitung dieser „isdämda" Seen zusammen.

Leider sind bisher im schwedischen Fjäll kaum Rotschenkel beringt worden, auch liegen keine Ringfunde von anderswo beringten Rotschenkeln aus diesem Raume vor. Lediglich ein am 18. 7. 1928 bei Handöl in Jämtland beringtes Junges wurde zurückgemeldet:

8. 5. 1937 bei St. Froult, Charente-Inf., Frankreich (B 155).

Spärliche Beobachtungen sprechen für die These, denn

1. bei Mukkavuoma (21.00 E an der schwed.-finn. Grenze) kamen die R. längs des Kummaeno-Flusses von der norwegischen Küste her an;
2. im Floda-Kirchspiel in Dalarne, Mittelschweden, wurde nur einmal im Frühjahr (1938) ein verirrtes Ex. am Flosjö durch NORDÉN beobachtet (INGRITZ 1948);
3. im Ekshärads-Gebiet am Klar-älv in Värmland, Mittelschweden, wurde nur einmal ein einzelner R. am 20. 5. 1943 von SW her fliegend beobachtet (HANNERZ 1945);
4. wird er im mittleren Jämtland, im Gebiet um Alsen (14.00 E) sehr selten während des Frühjahrszuges beobachtet; so hielt sich im Mai 1950 1 Paar einige Tage in Kingsta auf (B 177) — im westlich gelegenen Fjäll ist er dagegen normaler Brutvogel (zu 2. und 3.: kein Weiterzug der an der Westküste des Vänern hochziehenden Rotsch. nach Norden oder Nordnordwest, sondern nach Nordost, Upland und der Ostseeküste zu!);
5. ist der Durchzug an der Küste des Hälsinglandes verschwindend gering (WITT-STRÖMER 1928 = B 239, B 242);
6. schließlich berichtete MUNSTERHJELM (B 172, B 173), daß R. nie während des Zuges längs des Torne-Muonio-Flusses gesehen wurden. WEDERUS (B 234), der den Sommer 1952 am Kummaeno verbrachte, konnte auch keinerlei Bewegungen feststellen und beobachtete den Vogel überhaupt nur an einem Ort.

Dagegen spricht:

7. daß nach FRIESENDAHL (1908) R. regelmäßig das südliche Norbotten überfliegen, um zu den nördlichen Brutplätzen zu kommen. Mehr oder minder allgemein hätten *totanus*, *erythropus* und *nebularia* ihre Zugwege zum Norden längs der Flußtäler in diesen Gebieten und zögen in kleinen Trupps oder einzeln durch;
8. daß im Torne-Muonio-Flußtal vom 7.—10. Juni 1943 R. nordwärts zogen (B 136): Ehepaar MELANDER radelte vom 7.—10. Juni flußaufwärts, war am 8. in Övertorneå (66.24 N), am 9. in Kengis (67.12 N) und am 10. in Karesuando (68.34 N). Während dieser Zeit verlief ein kräftiger, nordwärts gerichteter Limikolenzug im Tale. Die häufigsten der elf beobachteten Arten waren 1. *Tringa glareola*, 2. *Numenius phaeopus*, 3. *arquata* und 4. *Calidris temminckii*. An letzter (11.!) Stelle stand der Rotsch.;
9. daß bei Källbäcksliden, Kirchspiel Degerfors, am Vindelfluß und unweit der Ostsee (64.13 N, 19.45 E) bereits am 28. 4. 1913 der R. eintraf (RENDAHL 1916) und

10. daß am Mårdsjö, Dorothea-Kirchspiel (64.15 N, 16.30 E) in Åsele-Lappmark, der R. sogar am 19. 4. 1942 beobachtet wurde (ENGDAHL 1943). Allerdings als Ausnahme vermerkt und daher mitgeteilt.

Der erste Eindruck sagt, daß die Beobachtungen aus diesem riesenhaften Raum viel zu gering sind und daß beide Möglichkeiten damit aufgezeigt werden können. Bei näherer Betrachtung könnte folgendes ausgeführt werden: sicher ist, daß die küstennahen Gebiete des Fjäll von Westen her besiedelt werden, wie etwa Kummaeno-Flußgebiet (Nr. 1), Torneträsk. Der Zugang zu den nordschwedischen Brutplätzen in Torne — und Lule — Lappmark ist von Westen her äußerst bequem. Jämtland im Süden wird sicherlich über die Täler vom Oslo-Fjord her besiedelt. — Im südwestlichen Mittelschweden (Nr. 2, 3) k e i n Frühjahrszug von Süden oder Osten bekannt geworden. An der Ostküste wird er kaum während des Zuges bemerkt. Die Beobachtungen des Ehepaares MELANDER zeigen aber, daß d o c h ein Rotschenkelzug längs des Torne-Muonio-Flusses stattfindet, wenn auch an elfter und letzter Stelle. Ein Teil der nordschwedischen Population fliegt also von der Ostsee her ein. Für dieses Gebiet Torne-Lappmark, Finnmarken kennen wir demnach drei Einflugwege: von Norden: Südvaranger, von Westen: Kummaeno und von Süden: Torne-Muonio! Der bisher einzige nördliche Wiederfund eines auf Öland während des Herbstzuges beringten (Jung-)vogels stammt übrigens aus Finnmarken:

700 878 o 25. 8. 1955 juv, DZ, Öland,
+ 19. 6. 1959 Mari, Finmark, Norwegen (69.26 N, 23.40 E; TOLSTOY 1960).

Das sehr frühe Datum von Degerfors/Vindelfluß = 28. 4. 1913 läßt sich nur erklären durch Anflug von Südosten (Nr. 9). Auch das noch frühere vom 19. 4. vom Mårdsjö (Nr. 10).

Der Einzug der nordschwedischen Population ist völlig ungeklärt. Die wenigen bisher vorliegenden Beobachtungen „widersprechen" sich. Es bedarf intensiver Beobachtungen in diesem Gebiet. Wahrscheinlich wird das Fjäll vom Westen und Südwesten her erreicht, aber nachgewiesen ist auch gewisser Zug im Einflußbereich der Ostsee.

Ankunftsdaten wurden nur aus dem Jämtland bekannt: In Nord-Jämtland lag die Ankunft bei Frostviken zw. 9. und 22. Mai (1905—1914; B 143), und A. NILSSON (1917) gab für das nordöstliche Jämtland, Bereich Alanäs, Tåsjö, Ströms (63.53—64.12 N, 15.30—16.00 E) den 23. 5. als Ankunftstermin an.

H e r b s t z u g. Die n o r d s c h w e d i s c h e Fjäll-Population verläßt analog der nordnorwegischen relativ spät die Heimat. Denn da sie spät mit dem Brutgeschäft begann, hat sie noch im August kleine und kleinste Junge, die frühestens Ende des Monats reisefertig sein können. 1 pull. vom 8. 8. 06 befindet sich im Museum Koenig (aus Kvikkjock); in der zweiten Augusthälfte sorgten die Rotschenkel noch für ihre Jungen bei Jormliden im nördlichsten Jämtland, in einem anderen Jahre am 10. 8. in gleicher Weise auf der Fjällheide in Torne-Lappmark (B 163).

Wie verläuft ihr Abzug? Es ist LÖNNBERGS Verdienst (B 163), auf die Tatsache hingewiesen zu haben, daß die nordschwedischen Rotschenkel in der Masse in südwestlicher und westlicher Richtung — zur norwegischen Küste hin — das Land verlassen, denn nach vielen Beobachtungen in Südschweden (s. u.) ergibt sich, daß dort der Rotschenkelzug Ende August, Anfang September ausläuft, während zu dieser Zeit die Rotschenkel erst die Fjällgebiete verlassen können, soweit sie erfolgreich gebrütet haben. Auch sind die alten Rotschenkel in Südschweden schon früher durchgezogen. In Norwegen dagegen verläuft der Herbstzug in der zweiten August- und ersten Septemberhälfte (B 72 beisp.), also später. Die Ende August, Anfang September auf Öland — Ostküste Südschwedens — durchziehenden (vorwiegend jungen) Rotschenkel können, wie der bisher einzige Ringfund zeigt, auch aus dem Norden, aus den Fjällgebieten, kommen. Dieser auf Öland am 25. 8. beringte Jungvogel wurde in einem späteren Jahr zu Beginn der Brutzeit in Finmarken wiedergefunden (s. o.). Die tatsächlichen Durchzugszahlen in Südschweden zu so später Zeit zeigen aber, daß es sehr wenige im Vergleich zur Größe der lappländischen Population sind, die diesen Weg ziehen. Berichte und Sichtbeobachtungen vom Herbstzug des Rotschenkels fehlen nahezu völlig aus Nordschweden: im Lule-Flußtal, einem ausgeprägten Zugweg für Watvögel, konnte BLOMGREN (in litt. an B 111) in fast 20 Beobachtungsjahren nie Rotschenkel feststellen! In der Nadelwaldzone der Stensele, Lycksele und Sorsele Bezirke Südlapplands wird er zur Zugzeit höchst selten beobachtet (B 244); an der Küste von Hälsingland wurde er einige Male während des Herbstes festgestellt (B 239).

Im mittleren Schweden wandelt sich das Bild etwas. Im Ekshäradstrakt im Värmland hörte HANNERZ (1945) innerhalb zweier Jahre nur einmal einen R. im August 1943. Und der Klarälv, der hier in südöstlicher Richtung vom Fjäll kommend zum Vänern fließt, ist zweifellos eine gute Zugroute. Dieser Befund liegt noch ganz in dem eben geschilderten Rahmen. Im östlichen mittleren Schweden dagegen ist unser Vogel regelmäßiger Herbstdurchzügler. Auf Ledskär im nördlichen Upland „allmänna" während des Herbstzuges (NORLING u. a. 1956). Ein Blick auf die Karte zeigt, daß wir uns an der upländischen Küste bereits im Bereich der Zugroute über die Åland-Inseln befinden, m. a. W. mit Zuzug finnischer Rotschenkel rechnen können, was auch den deutlichen Unterschied zwischen dem Auftreten des Rotschenkels in Hälsingland und dem in Upland erklärt. Im Innern Uplands während des Herbstzuges bei Skokloster und Sjöö (1938—1940), Nordmälaren, auftretend (v. ESSÉN 1941). Es scheint aber, daß der Rotschenkeldurchzug auf die Seenkette im Innern Uplands beschränkt, denn das Erscheinen eines jungen Rotschenkels am 15. August 1923 bei Läby kärr, westlich Upsala, wird als Ausnahme gemeldet (KOLTHOFF 1924). Auch am Nordwestrand des Mälaren, bei Västerås, ist der Rotschenkel auf dem Zuge nur äußerst selten: am 14. 8. 1936 3, am 21. 8. 1936 1, am 6. 7. 1937 2 (AVELIN u. GIRELL 1951). Der südwestwärts gerichtete Durchzug finnischer Rotschenkel und der mittelschwedischen Küstenpopulation vollzieht sich demnach südlich der gedachten Geraden Örebro—Västerås—Upsala. Hier aber ziehen alljährlich viele Rotschenkel durch. BERG-

MANN (1951) konnte bei Åmundstorp im südwestlichen Sörmland an einem wegen Reparaturarbeiten um den 1. August herum abgelassenen Fluß-Stau sofort, neben anderen Limikolen, kleine Rotschenkeltrupps auf den freigewordenen Schlammflächen feststellen (bis 23. 8.). BLOMQUIST und ROSENBERG (B 96) berichten, daß der Rotschenkel in der Provinz Närke (auf halbem Wege zwischen Ost- und Nordsee) ein „allmän" während des Herbstes durchziehender Vogel ist. Man trifft ihn dann an den Seen der Provinz, am Hjälmaren, am Tysslinger (15.04 E, westlich Örebros), am Mo- und Kvismaren-See, wie auch an den Kleinseen (B 96). Am Oset (Närke) erschien der Rotschenkel im Herbst 1960 in der Woche vom 11.—17. 7. mit maximal 6 Exemplaren, in der Woche darauf mit maximal 5, danach bis 21. 8. regelmäßig, aber einzeln, vom 22. 8. bis 4. 9. nochmals ein „Höhepunkt" mit maximal 5 resp. 3 Exemplaren. Nach dem 18. 9. keiner mehr (KÄLLANDER 1961).

Wie im Frühjahr, bilden auch im Herbst Vättern, Hornborgasjö, Vänern und die Talsysteme des Göta-älv und des Viskan leicht faßliche Landmarken für den Rotschenkelzug. In kleinen Trupps und einzeln ziehen sie ab Mitte Juli und im August dort durch oder rasten (B 210). Etwa in der südlichen Bucht des Vänern, dem Dettern in kleineren Trupps im August (KARVIK 1941);

am Hullsjö 1957—1960 „sparsamt" durchziehend, vor allem in der ersten Augusthälfte. 1959 erschienen die ersten R., 1 Trupp von 19 Stück am 7. 8. (Eine Kaltfront passierte 6.—7. 8. Schweden von Nordost.) Der letzte R. wurde am 11. 9. gesehen (NILSSON 1961, 1962). Vom Tåkern (Ostküste Vättern) wird berichtet, daß R. „sparsamt" während des Herbstzuges dort rasten (B 182), Ende August 1898 wurden dort 2 junge geschossen (ENGHOLM 1902). Am Hornborgasee (bei Skara) regelmäßiger Durchzug im August. SÖDERBERGs verdienstvolle Beobachtungen belegen dies für den Zeitraum von 1897—1942! Auch hier einzeln und in kleinen Trupps, manchmal in größeren Trupps, so 12. 8. 1905 etwa 20—30 Ex., auftretend. 2 aus dem großen Trupp erlegte Ex. waren Jungvögel (B 210, p. 208).

Nach SÖDERBERG (B 210, Karte der Zugwege), Weiterzug der Limikolen vom Vänern entlang des Göta-älv und über die Ebene Västgötlands zum Mjörn-(See) → Göta-älv, von Hornborgasee entlang des Viskan.

Soweit demnach der Rotschenkelzug beim Auftreffen auf die Ostküste Mittelschwedens landeinwärts verläuft, geht er in breiter Front südlich der Geraden Örebro—Västerås—Upsala über die Provinzen Upland, Sörmland und Östergötland sw und w hinweg, und erreicht die Provinzen Närke und Västergötland. Vänern, Vättern, Hornborga- und andere Seen kanalisieren den Strom wieder in mehr sw Richtung und leiten ihn über die sw laufenden Flußsysteme (wie Göta-älv und Viskan) zum Kattegat ab.

Aus dem Innern Südschwedens, der Provinz Småland, sind bisher keine Rotschenkelbeobachtungen zur Zugzeit bekannt geworden.

Andererseits folgt ein nicht unerheblicher Teil der die Ostküste anfliegenden Rotschenkel dieser in südlicher Richtung, um erst das südliche Schonen zu queren oder direkt südwestlich über die Ostsee weiterzuziehen. Über den Zug entlang der Ostküste Südschwedens liegen im Schrifttum einige Angaben vor:

auf Kallskären in der Mündung der Brå-Bucht, s. Sörmland, zogen am 4. 8. einzelne R. mit oder ohne Rast nach Süden (LÖNNBERG 1922). Den Kalmarsund passierten zum Herbstzug 1958 447, 1959 229 R. tagsüber in südlicher Richtung (EDBERG 1960).

Des weiteren erreichen viele finnische (und nordbaltische) Rotschenkel von See her die schwedischen Inseln (Gotska Sandön, Fårö, Gotland und Öland). Bis auf den Durchzug auf Öland sind wir aber noch nicht hinreichend darüber informiert. Von der Insel Fåro berichtet DURANGO (1944 = B 116), daß der Herbstzug schon im Juni beginne und daß vor Mitte Juli die meisten einheimischen Brutvögel abgezogen sind. Die Rotschenkel ziehen hier meist in kleinen Trupps von 2 bis 12 Stück oder einzeln durch, doch sah DURANGO am 8. 7. 1937 einmal 20 und am 5. 8. 1941 einmal etwa 25 als Trupp. 1938 zogen im Juni noch keine Rotschenkel durch; auf Stora Karlsö nach FLACH (B 127) Ende August keine mehr.

Auf Gotland hatten nach JANSSON (1961) die Brutvögel des Linamyr, Ostgotland, ihren Brutplatz Mitte Juni verlassen. Während eines Aufenthaltes auf Gotland vom 2. 8. bis 13. 8. 1954 traf ich nur zweimal Rotschenkel (5. 8. Tingstäde-See, 11. 8. Strandsee Bogevik, südlich Slite). Frau J. SCHINZ (in litt.) sah am 15. 8. 1924 vor Visby 2 fliegende Rotschenkel. Weiteres nicht bekannt.

Besser informiert sind wir über das Zuggeschehen auf Öland. Bereits im vorigen Jahrhundert beobachtete KOLTHOFF den Vorbeizug an der Südspitze Ölands. „Alte Vögel beginnen den Zug etwa 16. bis 18. 7., und die Jungen streichen ein bis zwei Wochen später." Kleine Trupps meistens, erst „später im Herbst ziehen die Jungen öfters in größeren Scharen" (KOLTHOFF 1896). Mitte September läuft der Zug aus (B 137), selten werden später noch Rotschenkel gesehen: etwa 22. 9. 1937 4 Exemplare und wenige am 28. 9. 1938 (BERGSTRÖM u. SVÄRDSON 1938, 1939). In der Tabelle finden sich die Angaben über die von KOLTHOFF Herbst 1891 gezählten durchziehenden Rotschenkel und die von SVÄRDSON (1952) errechneten (und hier umgerechneten) Zählergebnisse aus fünfjähriger Beobachtung 1947 bis 1951. Zu beachten ist, daß KOLTHOFF n i c h t täglich beobachtet und gezählt hat.

Der Schwerpunkt des Durchzuges lag nach den Beobachtungen KOLTHOFFs im Jahre 1891 Mitte Juli und 2. Augusthälfte, nach den genaueren und umfassenderen Zählungen zwischen 1947 und 1951 während des gesamten Julimonats und in der ersten Dekade des August. Der Zug war Anfang September beendet. Lediglich einzelne ziehen im September noch durch (BERGSTRÖM u. SVÄRDSON 1939, SVÄRDSON 1952).

Die Summe der während gleicher Herbstzugsperioden bei Ottenby tagsüber gezählten Durchzügler schwankt: etwa 1948 3916, 1950 4663, 1956 4200 Rotschenkel (SVÄRDSON 1947—1951, DANIELSON 1957b).

Bei Torshamns Udde, Blekinges und Schwedens südöstlichster Ecke, zogen tagsüber durch (zw. 29. 6.—17. 11. 1957, zw. 28. 6. und 9. 11. 58); an 48 resp. 52 Beobachtungstagen 1957 2118 und 1958 2937 Rotschenkel! Die Watvögel verlassen hier (Torhamns Udde, ferner bei der südlich vorgelagerten Insel Utlängen) ebenso wie die Seevögel Schweden. Einerseits durch den Kalmarsund

Tabelle

Anzahl der an der Südspitze Ölands (tagsüber) vorbeiziehenden Rotschenkel

Zeitraum	1891		1947—1951
1. Dekade Juni			4
2. Dekade Juni			60
3. Dekade Juni	—		461,5
1.—16.7.	—	1.—10.7.	763,5
17.—20. 7.	69	11.—20. 7.	884,5
21.—31. 7.	27	21.—30. 7.	802,5
1.—10. 8.	58	31. 7.—9. 8.	561,5
11.—20. 8.	147	10.—19. 8.	213,0
21.—31. 8.	186	20.—29. 8.	51,5
1.—10. 9.	51	30. 8.—8. 9.	20
11.—20. 9. (am 12. 9.:)	9	9.—18. 9.	4,5
21.—30. 9.	—	19.—28. 9.	0,5
1.—29. 10.	—	20. 9.—28. 10.	—
Summe	547		3827

ziehend, andererseits von Nordosten an Öland vorbeikommend, behalten sie im großen und ganzen ihre Zugrichtung bei und fliegen bei Utlängen auf See hinaus in SW-Richtung. „Mindre än 1% följer den södra kusten"! (nach Westen; Carlsson 1962). Zugziele dieser Scharen wären Bornholm, Rügen (und Südostkante Schonens bei mehr wsw-licher Richtung). Dies wird auch bestätigt durch das Fehlen von Wiederfunden auf Öland als Durchzügler beringter Rotschenkel. Von 92 Fernfunden stammt keiner aus Dänemark, einer aber von Rendsburg. D. h. der Abzug läuft süd-südwestlich. Zum Vergleich: von 13 Fernfunden finnischer Rotschenkel stammen allein 7 aus Dänemark!

Wie ziehen diese an der südlichen Ostküste Schwedens vorbeiziehenden Rotschenkel weiter? Von 120 auswertbaren Fernfunden schwedischer Ringvögel stammen 90 von auf Öland während des Durchzuges beringten Rotschenkel. Hiervon sind echte Herbstzugfunde: Juli 6, August 36, September 13 und Oktober 6, = 61 Stück. Juli: ein Fund von Rendsburg, drei von der westfranzösischen Küste und zwei von der südfranzösischen Küste; August: 28 von der westfranzösischen Küste, 2 von der südfranzösischen Küste, 2 aus Norditalien, je 2 aus Portugal und Spanien. September: bereits einer bei Dakar, Senegal. — Die Abzugsrichtung ist demnach SW, wobei das Fehlen von Wiederfunden in den Niederlanden und in Belgien vielleicht darauf hindeutet, daß die auf Öland durchziehenden Rotschenkel (Schleswig-Holstein), Mecklenburg, Niedersachsen und Nordrhein-Westfalen, sowie das Innere Belgiens queren, um an die westfranzösische Küste zu kommen.

Die restlichen 30 Wiederfunde stammen von in Südschweden heimischen Rotschenkeln. Von diesen entfallen 40% auf den August. Es fällt bei diesen Augustfunden auf, daß sich Westfrankreich und Südfrankreich — Norditalien die Waage halten: hier jeweils 4 Wiederfunde. Wenn auch das bisherige Material zu gering ist, so läßt sich doch annehmen, daß ein Teil der südschwedischen Rotschenkel nach S, SSW abzieht und die Alpen quert. Auch in den anderen

Monaten ist das Zahlenverhältnis entsprechend (Juli : 1/1, Sept.-Okt. : 1/1). Es wäre demnach ein Unterschied zwischen heimischen Südschweden und den auf Öland durchziehenden Rotschenkel (nördlicher, östlicher Herkunft). — Im Frühjahr bei beiden Gruppen Bevorzugung der westfranzösischen Küste erkennbar. Von 36 Frühjahrswiederfunden beider Gruppen 29 von Westfrankreich, 3 aus Südfrankreich, 1 im April aus Campanien und einer im März aus Spanien. Hinzu kommen zwei Marokkofunde (April, Mai).

Die Winterquartiere beider Gruppen liegen nach den bisher vorliegenden Ringfunden unterhalb Senegals, irgendwo an der westafrikanischen Küste. Denn von den 120 zeitbestimmten Wiederfunden fällt keiner auf die Monate Dezember und Januar und lediglich einer auf den Februar (wobei noch die Angabe des Tages fehlt). Ferner haben wir 5 Funde — Senegal je einer im September und November, Casablanca einer im Oktober, die beiden marokkanischen Frühjahrsfunde —, die uns diese Annahme erleichtern.

Jedoch zurück nach Südschweden. Über Schonen findet Durchzug statt. Nach Ulfstrands Feststellungen in den Jahren 1956 und 1957 setzte am Kranke-See der Herbstzug im Juli ein und währte bis Mitte September (B 227). Im Klingvalls-Flußtal und am Sövde-See rastet er gerne während des Zuges und ist dann „allmän" (B 205). Schwacher Zug verläuft auch längs der südschwedischen Westküste. Wir hatten gesehen, daß im Raume Göteborg-Varberg die Rotschenkel aufs Kattegat stoßen, die Mittelschweden durchquert haben. Weiterzug über Jütland, aber auch längs der schwedischen Westküste. Ringfund eines beringten Rotschenkels: im August auf Mellum, NW-Deutschland beringt, 8 Jahre später im Juni auf einer Insel nördlich des Öregrundes, Upland, tot gefunden (siehe Kapitel Niedersachsen).

An Hand des Diagramms Reuterwalls über die Rotschenkel auf Getterö bei Varberg ist erkennbar, daß schwacher Durchzug im August stattfindet. Mitte September sind in 5 von 7 Jahren die Rotschenkel endgültig verschwunden gewesen. Später werden sehr selten Rotschenkel in Südschweden festgestellt.

1951: erste Oktoberhälfte auf Getterö zeitweilig 2 bis 5 anwesend, 1953: vom 1. 10. bis 8. 11. täglich 3 auf Getterö anwesend; 1959: einer am 27. 9. bei Morup/Göteborg und 2 am 8. 11. bei Ölmevalla in Nord-Halland (A-ö 1960); 1893: ein einzelner Jungvogel am 1. 10. am Tåkern geschossen (Engholm 1897) und 1865: ein Ex. am 15. 9. am Hornborgasee erlegt (B 209).

Auch versuchen einzelne Rotschenkel an der schwedischen Westküste zu überwintern (siehe Kap. *„robusta"* in Ardea, in Vorb.).

Beobachtungen zur Herbstzugzeit werden von der Westküste gemeldet vom Heidereservat Steninge (nicht selten; B 141), von der Skälder-Bucht ([Ramberg u. v. Wachenfeld] 1956) und den Arlöv-Wiesen bei Sjölunda (Markgren 1956, [Otterlind] 1946).

Bei Falsterbo, der SW-Ecke Schwedens, regelmäßiger Durchzug des Rotschenkels im Herbst. Auch hier ist er während des August eine alltägliche Erscheinung, die in kleinen Trupps von 3 bis 8 Exemplaren vorbeizieht. Schon mit Ausgang August ist der Zug in der Hauptsache durch und lediglich einzelne Exemplare ziehen später unregelmäßig durch. 1942 beispielsweise am 5., 6., 13.,

18. und 19. 9. samt einem am 12. 10. anwesend (Rudebeck 1943). Dauerbeobachtungen ergaben, daß beispielsweise 1953 von den zwischen dem 1. 8. und 31. 10. durchgezogenen 623 Rotschenkeln allein am 1. 8. 371. d. h. 59.6% der Gesamtsumme durchgekommen waren! (Ulfstrand 1957 a). Die beobachteten Zahlen schwanken von Jahr zu Jahr.

(jeweils etwa 1. 8. bis 31. 10.)

1950: 104 1955: 326
1953: 623 1956: 818 (ab 1. 7.
1954: 259 1958: 1942 ab 1. 6.; hiervon waren 940 Exemplare im August durchgezogen).

(Ulfstrand 1956 a,
1957 a, 1959 b, Lennerstedt 1958, Mathiasson 1960, 1962).

Zusammenfassung

Da Schweden von zwei getrennten Rotschenkelpopulationen bewohnt ist, kompliziert sich die Darstellung des Zugablaufes beträchtlich. Die südschwedischen Rotschenkel, deren Vorboten Ende März im Lande eintreffen, kommen im Laufe des April und Mai zu ihren Brutplätzen zurück. Ein Durchzug nordschwedischer Brutvögel ist nicht nachgewiesen und wenig wahrscheinlich. Auf Öland im Herbst beringte Durchzügler werden vor allem im Mai von der westfranzösischen Küste zurückgemeldet.

Mitte Juni bis Mitte Juli verlassen die einheimischen Brutvögel und ihre Jungen das Land, gleichzeitig ziehen die ersten finnischen und nordbaltischen Rotschenkel durch das südliche Mittelschweden und längs der schwedischen Ostküste. Der Höhepunkt dieses Zuges liegt nach den langjährigen Beobachtungen auf Öland Mitte Juli bis Mitte August. Der Durchzug klingt bis Anfang September aus, danach nur noch einzelne als Nachzügler.

Die nordschwedischen Rotschenkel wandern in der Masse von der norwegischen Küste her in ihre Brutheimat ein. Nur wenige scheinen über den Botnischen Meerbusen einzusickern.

Wenn die südschwedischen Rotschenkel schon lange das Land verlassen haben, füttern die nordschwedischen noch ihre Jungen. Frühestens Mitte August können die ersten abziehen. Auch im Herbst wieder Abzug der überwältigenden Mehrheit nach SW zur norwegischen Küste hin. Wenige entlang der schwedischen Ostküste. Abzug dort oben Mitte August bis Mitte September.

Einige Rotschenkel versuchen an der schwedischen Westküste zu überwintern.

Schrifttum

Norwegen

1468. Ackenheil, W.: Ornithologische Beobachtungen auf einer Sommerreise durch Süd- und Mittelnorwegen. Orn. Mschr. **56** (1931) 59.

1469. Asche-Moe: Traekfugl-noticer fra Stavanger omegn. Stavanger Mus. Årsh. **29—30** (1920) nr.: 2, p. 2.

1470. Bernhoft-Osa, A.: Vadarstrekket på Revtangen, Jaeren, hösten 1947. Stavanger Mus. Årbok **57** (1948) p. 30—31, 37.
1471. — Trekknotiser fra Revtangen hösten 1948. — Stav. Mus. Årbok **58** (1949) 96—99.
1472. — Resultatet av ringmaerkingen ved Ornitologisk stasjon på Revtangen, Jaeren, i 1949. Stav. Mus. Årbok **59** (1950) 118.
1473. — Ringmerkingsresultater fra Revtangen på Jaeren i 1950. Stav. Mus. Årbok **60** (1951) 91.
1474. — 1951. **61** (1952) 82.
1475. — 1953. **63** (1953) 120.
1476. — 1954. **64** (1955) 67.
1477. — 1955. **65** (1956) 169.
1478. — 1957. Sterna **3** (1958) 181.
1479. — 1958. Sterna **3** (1959) 317.
1480. — 1959. Sterna **4** (1961) 225.
1481. Blair, H. M. S.: Fugle-faunaen omkring Varanger-fjord 1923—27. Norsk Orn. Tidsskr. **3** (1927) 42.
1482. Collett, R.: Mindre Meddeleser vedrörende Norges Fuglefauna i Årene 1873—76. Nyt. Mag. Naturvidenskab. **23** (1877) 186.
1483. — 1877—1880. **26** (1881) 355.
1484. Edberg, R.: Fågelobservationer på Utsira 1917—1954. Fauna och Flora **51** (1956) 60 und 63.
1485. Griffin, D. M., und J. C. T. Nisbet: Ornithological Observations from Lista 1952. Sterna **1**: 8 (1953) 36.
1486. Holgersen, H.: Bird-banding in Norway 1956. Sterna **2** (1957) 156—157.
1487. Hyatt, J. H., D. Williams und C. K. Mylne: Ornithological Observations from Lista in September 1950. Sterna **1**: 2 (1951) 23.
1488. — — — Ornithological Observations from Lista 1951. Sterna **1**: 7 (1952) 45 pp.
1489. Iversen, S. J.: Litt om Ransfjord-traktens trekkfugle-fauna. Norsk Orn. Tidsskr. **1** (1922) 199—200.
1490. Joa, T.: Vårtrekk-notiser fra Hafrsfjord i Rogaland 1923. Norsk Orn. Tidsskr. **2** (1924) 29.
1491. Krogh, K.: Ornithologiske optegnelser fra Kroken, hvor Vestfold, Buskerud og Telemarken fylker mötes. Norsk Orn. Tidsskr. **4** (1933) 20.
1492. Möller, H. und D.: Fuglenotiser fra ornitologisk stasjon på Jaeren. Stav. Mus. Årbok **57** (1948) 38—39.
1493. Murray, D. K. W.: Birds observed in the North Sea, 1927. Brit. Birds **21** (1928) 254.
1494. — A North Sea Bird Log. 1928—1929. Brit. Birds **24** (1930) 117.
1495. Musters, J. L. Ch.: Surendals Fugler. III. Vårtrekket 1927 på Moen, Surendal i Nordmöre. Norsk Orn. Tidsskr. **3** (1927) 31.
1496. Naerland, G.: Internasjonale Trekkfugl-studier. Norsk Orn. Tidsskr. **3** (1931) 261.
1497. Schaanning, H. T. L.: Vårtrekket i Övre Pasvik, Sör-Varanger 1908, 1910 og 1911. Norsk Orn. Tidsskr. **2** (1926) 160.
1498. — Den internasjonale ringmerking av trekkfugler og de foreliggende resultater for Norge. Stav. Mus. Årshefte **39/40** (1931 a) nr. 11, p. 26.
1499. — Fortsatte resultater (XVIII) fra den internasjonale ringmerking vedrörende Norske trekkfugler. Stav. Mus. Årbok **58** (1949) 81.
1500. Soot-Ryen, T.: Ornithologiske iakttagelser på Måkesjaer i Troms fylke. Norsk Orn. Tidsskr. **4** (1935) 69.
1501. Storm, V.: Iagttagelser over vårens komme ved Trondhjem. Kgl. Norske Videnskab. Selskabs Skrifter **1912** (1913) nr. 9, p. 7.
1502. Svendsen, G.: Vårtrekket i Mosjöen omegn i Helgeland 1928 og 1929. Norsk Orn. Tidsskr. **3** (1929) 206.
1503. — 1930. **3** (1930) 230.
1504. — 1931 og 1932. **4** (1933) 29.

1505. Svendsen, G.: Vårtrekknotiser 1934 fra Mosjöen, Nordland (65.09 N). Norsk Orn. Tidsskr. **4** (1935) 116.
1506. Swales, M. K.: Ornithological Observations from Lista 1953. Sterna **1**: 14 (1954) p. 34.
1507. Thome, J. A.: Ornithologiske optegnelser (i facsimile). II. Vårtrekk-notiser fra Fredriksstad 1886—99. Norsk Orn. Tidsskr. **2** (1926) 159.
1508. Walter, A.: Ornithologische Ergebnisse der von der Bremer geographischen Gesellschaft im Jahre 1889 veranstalteten Reise nach Ostspitzbergen. J. Orn. **38** (1890) 237.
1509. Wessel, A. B.: Vårtrekket til Kirkenes i Øst-Finmark 1925. Norsk Orn. Tidsskr. **2** (1926) 164.

Schweden

1510. A-ö: Göteborgsavdelningens verksamhet hösten 1958 samt våren och hösten 1959. Vår Fågelv. **19** (1960) 91.
1511. Avelin, H., und B. H. Girell: Rödbenan. Vår Fågelv. **10** (1951) 136.
1512. Bergmann, B.: Fåglarna i trakten av Virlången, en Kolmårdssjö i sydvästligaste Sörmland. Fauna och Flora **46** (1951) 75.
1513. Bergström, U., und G. Svärdson: Ringmärkningar och fågeliakttagelser vid Ölands Södra Udde under höststräcket 1937. Fauna och Flora **33** (1938) 15.
1514. — — 1938. **34** (1939) 103 und 155.
1515. (Bollvik, R.): Exkursionen till Angarnssjön den 15 maj 1949. Vår Fågelv. 8 (1949) 141.
1516. Bothén, C. O.: Iakttagelser rörande fågel-faunan i Göteborgs- och Bohus län. Bihang K. Svenska Vet.-akad. Handl. **28** (1902) Afd. IV, nr. 4, p. 70.
1517. Carlsson, C.-I.: Höststräcket vid Torhamn 1957—58. Vår Fågelv. **21** (1962) 8 und 12.
1518. Danielsson, B.: Verksamheten vid Ottenby fågelstation 1956. Vår Fågelv. **16** (1957 b) 246 und 265—266.
1519. — 1957. **17** (1958) 194.
1520. — 1958. **18** (1959) 267—268.
1521. Durango, S.: Angarnssjöängen, ett fågeleldorado i stockholmstrakten. Fauna och Flora **32** (1937) 122 und 128.
1522. — Fågellivet på Fårön. Iakttagelser under somrarna 1935—38. Fauna och Flora **33** (1938) 194 und 202.
1523. Edberg, R.: Fågelsträcket genom Kalmarsund 1958 och 1959. Vår Fågelv. **19** (1960) 26.
1524. Engdahl, H.: Om rödbena, *Tringa totanus*, bändelkorsnäbb, *Loxia leucoptera bifasciata*, och sibirisk gråsiska, *Carduelis hornemanni exilipes*, i det inre Norrland. Svensk Faunistisk Revy **1943** (1943) nr. 1, p. 22—23.
1525. Engholm, W. A.: Om fågellivet i och omkring sjön Tåkern. Bihang K. Svenska Vet.-akad. Handl. **28** (1902) Afd. IV, nr. 6, p. 23.
1526. Essén, K. von: Fågelnotiser från Mälaren. Fauna och Flora **36** (1941) 88.
1527. Frisendahl, A.: Om fågelfaunan i södra Norrbotten. Arkiv Zool. **4** (1908) No. 2, p. 14.
1528. Fritz, B., und R. Nilsson: Ringmärkningsverksamheten vid Falsterbo Fågelstation 1957—1958. Vår Fågelv. **19** (1960) 214.
1529. Frostheden, H.: Angarnssjöängens vertebrater. Fauna och Flora **47** (1952) 199.
1530. Hannerz, D.: Fågelnytt 1943 och 1944 från Ekshäradstrakten. Fauna och Flora **40** (1945) 65.
1531. Hanström, F.: Egendomligt uppträdande av flyttfåglar. Fauna och Flora **31** (1936) 191.
1532. Hedeby, A.: Några iakttagelser rörande fågellivet vid sjön Roxen. Fauna och Flora **20** (1925) 277.
1533. Ingritz, G.: Fåglar inom Floda socken. Fauna och Flora **43** (1948) 86.

1534. Jägerskiöld, L. A.: Göteborgs Biologiska Förenings Flyttfågelmärkningar. Göteb. Biol. För. **1904—1929** (1929) p. 35, 52.
1535. — Göteborgs Naturhistoriska museum Förenings Flyttfågelmärkningar. Göteb. Musei Årstryck **1932** (1932) p. 48.
1536. — 1932. **1933**, p. 26.
1537. — 1934. **1935**. p. 68.
1538. — 1935. **1936**, p. 113.
1539. — 1941. **1942**, p. 82.
1540. Jansson, K.: Lina myrs fågelliv åren 1947—1960. Vår Fågelv. **20** (1961) 208.
1541. Jenning, W.: Verksamheten vid Ottenby fågelstation 1952. Vår Fågelv. **12** (1953) p. 148, 151 und 164.
1542. — 1953. **13** (1954) p. 59 und 74.
1543. — 1954. **14** (1955) p. 205 und 222.
1544. — 1955. **15** (1956) p. 156 und 174.
1545. Källander, H.: Fågelrapport från Närke 1960. Vår Fågelv. **20** (1961) 336.
1546. Karvik, N.-G.: En fågelvik i södra Vänern. Fauna och Flora **36** (1941) 59.
1547. Kolthoff, G.: Zur Herbstwanderung der nordischen Sumpfvögel über die Insel Öland. Festskrift för Lilljeborg (1896) p. 128.
1548. —, K.: Sällsynta fåglar insända under år 1923 till Kolthoffs Naturaliemagasin, Upsala. Fauna och Flora **19** (1924) 45.
1549. Landin, I.: Köttsjön — en dalsländsk fågelsjö. In: N.-G. Karvik und K. Curry-Lindahl: Natur i Dalsland. Stockholm (1953) p. 273.
1550. Lennerstedt, I.: Fågelsträcket vid Falsterbo år 1954. Vår Fågelv. **17** (1958) 306.
1551. Lönnberg, E.: Några biologiska sensommarnotiser från Sörmlandsskären. Fauna och Flora **17** (1922) 160.
1552. — Några ornithologiska anteckningar från en kort resa till Lappland och Västerbottenskusten i aug. 1926. Fauna och Flora **21** (1926 b) 196—197.
1553. — Återfunna ringmärkta fåglar XXII. Fauna och Flora **25** (1930) 216.
1554. — XXVIII. **26** (1931) 38 und 216.
1555. — XLI. **28** (1933) 268.
1556. — **30** (1935) 230—231.
1557. — Svenska fåglars flyttning. Stockholm (1935) p. 140—141 und 230.
1558. Markgren, M.: Brednäbbad simsnäppa (*Phalaropus fulicarius*) och smalnäbbad simsnäppa (*P. lobatus*) samtidigt observerade vid Sjölunda. Vår Fågelv. **15** (1956) 128.
1559. Mathiasson, S.: Fågelsträcket vid Falsterbo år 1956. Vår Fågelv. **19** (1960) 108.
1560. — 1958. **21** (1962) 27—28.
1561. (Mattson, H.): Exkursionen till nordvästra Skåne den 27 mars 1955. Vår Fågelv. **14** (1955) 196.
1562. Nilsson, A.: Flyttfåglarnas ankomst i norra Jämtland och Ångermanland. Fauna och Flora **12** (1917) 188.
1563. —, H., C. Bothen, E. Lignell und O. Körner: Ornithologische Beobachtungen aus der Gegend von Gothenburg. Bihang K. Svenska Vet.-akad. Handl. **13** (1887) Afd. IV, no. 3 (Sundström), p. 102.
1564. —, L.: Vadarsträcket vid Hullsjön 1957—1960. Fauna och Flora **56** (1961) 242.
1565. — 1959 och den beroende av temperaturen. Vår Fågelv. **21** (1962) 15—25.
1566. Norling, E., T. Pettersson und B. Ståhl: Ledskär, en förnämlig fågellokal i norra Uppland. Vår Fågelv. **15** (1956) 135.
1567. Olsson, A.: Om fågellivet vid sjön Östen i Västergötland. Fauna och Flora **31** (1936) 71.
1568. (Otterlind, G.): Exkursionen till Sjölunda den 5 maj. Vår Fågelv. **5** (1946) 95.
1568 a. Poulsen, H.: Ekskursion til Falsterbo, Skåne, 4. September 1938. Dansk Orn. For. Tidsskr. **32** (1938) 189.
1569. (Ramberg, N., und T. von Wachenfeldt): Rapport från SOF: s Hälsingborgsavdelnings verksamhet under 1955. Vår Fågelv. **15** (1956) 149.

1570. Rendahl, H.: Erster ornithologischer Jahresbericht (1913) aus Schweden. Orn. Mschr. **41** (1916) 382.
1571. Rudebeck, G.: Preliminär redogörelse för fågelakttagelser i Skanör och Falsterbo hösten 1942. Vår Fågelv. **2** (1943) 50.
1572. Svärdson, G.: Ottenby fågelstation. Verksamheten under höstsäsongen 1946. Vår Fågelv. **6** (1947) 43.
1573. — Verksamheten vid Ottenby fågelstation 1947. Vår Fågelv. **7** (1948) 42.
1574. — 1948. 8 (1949) 110 und 117.
1575. — 1949. **9** (1950) 21 und 30.
1576. — 1950. **10** (1951) 110 und 120—121.
1577. — 1951. **11** (1952) 164 und 174.
1578. — Visible migration within Fenno-Scandia. Ibis **95** (1953) 195 und 206—208.
1579. Tolstoy, A.: Verksamheten vid Ottenby fågelstation 1959. Vår Fågelv. **19** (1960) 304.
1580. Ulfstrand, S.: Fågelsträcket vid Falsterbo 1949—1950. Vår Fågelv. **15** (1956 a) 191.
1581. — Fågelsträcket vid Falsterbo år 1953. Vår Fågelv. **16** (1957 a) 190 und 200.
1582. — 1955. **18** (1959 b) 133 und 138.

Darüber hinaus wurden folgende Schriften noch einmal erwähnt (ausf. Biographie in anderen Teilen der Rotschenkel-Monographie):

3. Blair, H.: Ibis **13**, 6 (1936) 285—286 und 662—663; 20. Pässler, W.: J. Orn. **1** (1853) 309—310; 26. Schaanning, H.: Bergens Mus. Årbog **1907** (1908) nr. 8, p. 70; 30. Wessel, A.: Tromsö Mus. Årshefter **27** (1904) 84; 41. Barth, G.: Nyt Mag. Naturvidenskab. 8 (1855) 44; 42. Bernhoft-Osa, A.: Mitt. über d. Vwelt **1922** (1922), Sonderdruck: S. 30 bis 31; 43. — Norsk Orn. Tidsskr. **3** (1928) 88; 49. Collett, R.: Nyt Mag. Naturvidenskab. **13** (1864) 446—447; — **35** (1894) 225; 57. Griffin, D. u. a.: Sterna **1** (1956) nr. 23, p. 16; 72. Lövenskiold, H.: Handbok over Norges Fugler, Oslo (1947); 74. Myrberget, S.: Sterna **3** (1959) 326, 336; 75. Överland, E.: Kongel. Norske Videnskab. Selsk. Skrifter **1947** (1950) nr. 2, p. 45; 76. Oftedal, K.: Norsk Orn. Tidsskr. **3** (1927) 11; 86. Schaanning, H.: Norsk Orn. Tidsskr. **1** (1923) 204—205; 96. Blomquist, S., und E. Rosenberg: Fauna och Flora **16** (1921) 71; 99. (Bollvik, R.): Vår Fågelv. **5** (1946) 141; 111. Curry-Lindahl, K.: Våra fåglar i Norden Bd. **2** (1960) 2. Aufl., Stockholm; 116. Durango, S.: Fauna och Flora **39** (1944) 158; 127. Flach, B.: — **48** (1953) 85—86; 136. Hansen-Melander, E. und Y.: — **39** (1944) 146—147, 150; 137. Hanström, B.: — **10** (1915) 56—57; 141. —: — **45** (1950) 198; 143. Hassler, A.: — **9** (1914) 255; 155. Jägerskiöld, L.: Göteborgs Mus. Årstryck **1937** (1937) p. 128; 163. Lönnberg, E.: Fauna och Flora **21** (1926 b) 196—197; 182. Öhrn, B.: in O. Hedberg und B. Öhrn: Omberg och Tåkern; Göteborg (1950) p. 83; 172. Munsterhjelm, L.: Acta Soc. Fauna Fl. Fennica **34** (1911) nr. 8, p. 56—57; 173. — Fauna och Flora **11** (1916) 198; 177. Nilsson, N.: — **50** (1955) 178; 198. Persson, F.: — **23** (1928) 79; 205. Rudebeck, G.: Skånes Natur **26** (1939) 21; 210. Söderberg, R.: Hornborgasjöns öden som fågelsjö. Stockholm (1947); 215. Sundström, C.: Bihang K. Svenska Vet.-akad. Handl. **16** (1890) Afd. IV, nr. 3, p. 20—21; 216. —: — **17** (1892) Afd. IV, nr. 4, p. 62; 224. Uddling, A.: Fauna och Flora **41** (1946) 34; 227. Ulfstrand, S.: — **54** (1959 a) 32; 234. Wedérus, H.: — **48** (1953) 113; 239. Witt-Strömer, B.: — **23** (1928) 137; 242. — Hälsinglands Fåglar. Stockholm (1950); 244. Zetterberg, H.: Fauna och Flora **15** (1920) 114.

Zur Kenntnis der Mikrosporidien aus Chironomiden-Larven III

Von

Jaroslav Weiser[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 1. September 1962)

In einigen früheren Veröffentlichungen wurde über Erkrankungen von Chironomidenlarven durch Mikrosporidien berichtet (Weiser 1943—1961). Bei der großen Mannigfaltigkeit der Chironomiden, die in verschiedenen Biotopen mit vielen Infektionen zusammentreffen und sich infizieren, ist die bisher aus ihnen bekannte Zahl von 16 Mikrosporidienarten nicht definitiv, wie auch der nachstehende Bericht zeigt.

Die Larven infizieren sich meist in den ersten zwei oder drei Stadien. Die Erkrankung entwickelt sich langsam im Fettkörper. Obzwar erste Sporen schon 8 Tage nach der Infektion in den Geweben angetroffen werden, ist die Entwicklung im Fettkörper, welcher den üblichen Bereich der Mikrosporidienerkrankung darstellt, ohne momentane Auswirkung auf den Wirt, da der Fettkörper erst mit der Verpuppung genutzt wird. Ist nur ein Teil des Fettkörpers durch Sporen erfüllt bzw. vernichtet, wird die Metamorphose vollendet. Dagegen sind diejenigen Larven nicht imstande, sich zu verpuppen, deren Fettkörper völlig mit Sporen erfüllt sind. Sie bleiben meist noch 10 bis 14 Tage vom Zeitpunkt der Verpuppung nicht infizierter Tiere an gerechnet am Leben. Deshalb findet man zur Zeit der Verpuppung ein plötzliches Ansteigen der Erkrankungen.

Ähnliche Feststellungen ergaben Beobachtungen im Flusse Doubravka (Ostböhmen) Ende Juni 1962, wo bei niedrigem Wasserstand fast überall die im Strome lebenden Insekten in hohem Maße durch Mikrosporidien infiziert waren. In zwei Gruppen von Chironomidenlarven fanden wir interessante Erkrankungen, die hier beschrieben werden sollen.

1. *Thelohania asterias* n. sp.

Wirt: Larve von *Edochironomus* Gr. *nynchoides*
Lokalisation: Zellen des Fettkörpers
Fundort: Ausfluß aus dem Teiche Reka, Quelle des Flusses Doubravka, Umg. von Zdirec, Tschechoslowakei.

Nach Zerreißen der Larvenkutikula flossen rundliche Zysten aus, die in einzelnen Lappen des Fettkörpers gebildet werden. An den Wänden der verbrauchten Fettzellen liegen Massen von unregelmäßigen Pansporblasten mit acht unregelmäßig-birnenförmigen Sporen. Von vegetativen Stadien waren nur selten Schizonte von rundlicher Gestalt aufzufinden, mit runden Kernen, meist 8 bis 10 μ breit. Keine auffälligen Autogameten werden beobachtet. In der

[1] Jaroslav Weiser, Entomologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie, Abt. für Insektenpathologie, Praha, ČSSR.

Sporogonie finden wir ovale oder kreisrunde Sporoblaste mit dichtem Plasma und blasenartigen Kernen. Einkernige Stadien sind bis 5 μ breit und rund; zweikernige und vierkernige Sporonte sind 10 bis 12 μ lang und von derselben Bauweise. Achtkernige Pansporoblaste sind weniger häufig; sie sind kreisrund und 12 bis 15 μ im Durchmesser. Aus ovalen Sporoblasten entwickeln sich birnenförmige Sporen mit rundlichem verjüngtem Ende. Hinten sind die Sporen zu einer kugeligen Ausstülpung ausgezogen, so daß sie eine ganz besondere Form besitzen, die sonst bei einem Parasiten der Copepoden (Lom und Vávra 1963) festgestellt wurde. In der asymmetrischen Ausstülpung liegt eine Vakuole, in der sich ein metachromatisches Korn nach Giemsa färbt. Der Polfaden ist in der breitesten Partie zusammengerollt und das Sporoplasma, der Keim, liegt als eine schuppenartige Masse mit länglichem Kern an der Wand. Nur vereinzelt wurde der Polfaden beobachtet, der nur 20 μ lang ist, doch kommen auch nur teilweise ausgestülpte Polfäden vor. Die Sporen messen $8-9\times4$ μ.

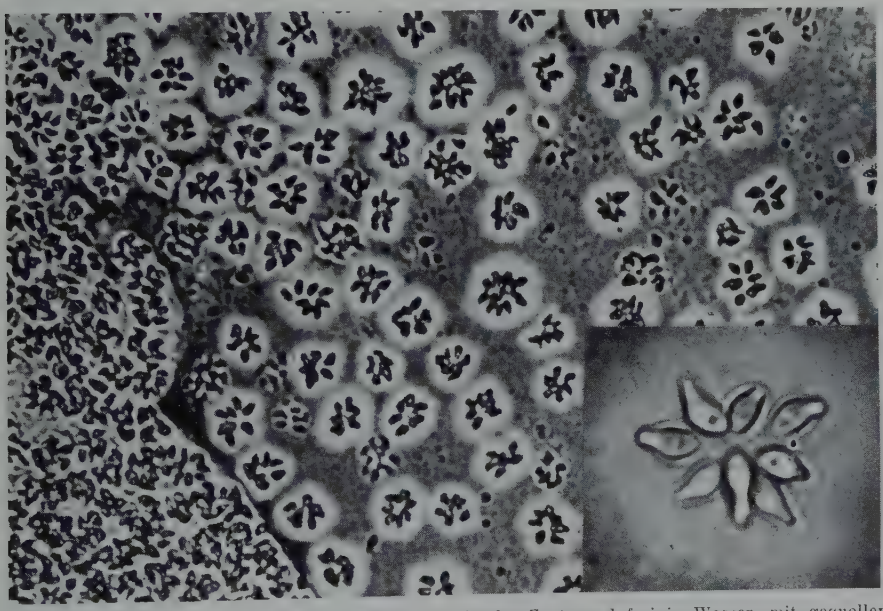


Abb. 1. Pansporoblaste der *Thelohania asterias* n. sp. in der Zyste und frei in Wasser, mit gequollener Gallerte. Unten rechts ein Pansporoblast vergrößert. Nativ, Tuschesuspension

In den Zysten liegen die Sporen aneinander, meist mit den dickeren Enden in der Mitte und den engeren Enden in entgegengesetzten Richtungen. Reife Pansporoblaste sind rund und ohne auffallende Wand. Geraten sie ins Wasser, quillt der Rest des Pansporoblasten zu einer kugeligen, gallertartigen Masse, und die Sporen rücken etwas auseinander. Die gallertartigen Kugeln sind in Tuschesuspesionen der Pansporoblaste gut sichtbar (siehe Abb. 1). Bei Verwendung der Burrischen Tusche verschwinden völlig alle Strukturen. Auf der Oberfläche der Sporen finden wir keine Ausläufer. Durch das Quellen der Gallerte auf

der Oberfläche der Pansporoblaste sind diese bis 40 μ breit und die Pansporoblaste flottieren besser, denn ihr Umfang steigt von 4000 μ auf etwa 32 000 μ. Durch Giemsa wird diese Gallerte nicht angefärbt.

Über die Häufigkeit der Infektion können keine näheren Angaben gemacht werden, da die Larven sehr selten waren und nur eine einzige infizierte aufgefunden wurde. Die gallertartige Hülle ist zwar bei Mikrosporidien nicht gerade häufig. Nach den ersten Beobachtungen von Lom und Vávra (1963), die gezeigt haben, daß bei wasserbewohnenden Arten die Oberfläche der Sporen in eine gallertartige Hülle schwellen kann, konnten Hüllen bei einer Reihe von Arten festgestellt werden. Die oben beschriebene Art unterscheidet sich durch Sporenform und Ausstattung der Pansporoblaste von allen bisher beschriebenen Mikrosporidien aus Insekten. Wir betrachten sie als neu und schlagen den Namen

Thelohania asterias n. sp. vor.

2. *Nosema cheisini* n. sp.

Wirt: *Prodiamessa olivacea* und *Ablabesmyia lentiginosa*
Lokalisation: Zellen des Fettkörpers
Fundort: Algenbewuchs auf Felsen, Fluß Doubravka bei Bilek, Tschechoslowakei.

Es handelt sich um eine ziemlich formenarme Art, wie bei Nosemen üblich. In befallenen Fettkörperlappen finden wir ein- und zweikernige Schizonten, meistens oval oder rundlich mit breiten Kernen. Einkernige Sporonte, zuerst von derselben Form und Größe wie Schizonte (breit oval, 8—9 μm lang), bilden sich zu Sporoblasten um, die länger und breiter sind als Sporonte. Sie messen 5×10 bis 12 μ, sind breit oval, mit einem breiten Kern in der Mitte. In einigen sehen wir Strukturen, die dem Vorgänger des Polfadens entsprechen. Auf einem Ende bildet sich die Vakuole, die später in der Spore weniger sichtbar ist.

Sporen liegen zwar in Massen, jedoch immer einzeln in den Zellen des Fettkörpers. Die Kerne der befallenen Zellen sind vernichtet und die Zellwände durch Sporen ausgefüllt. Reife Sporen sind oval, auf dem einen Ende oft abgeflacht. Die Sporenwand ist ziemlich stark. Im Inneren der Sporen erkennt man eine Struktur, die dem Polfaden entspricht, der in der hinteren Hälfte der Spore zusammengeballt ist, und ein Ende des Fadens zu einem Pol aussendet. In dem Raum unter der Befestigung des Fadens liegt der Sporenkeim mit einem Kern. Die Sporen messen 8.5 bis 9×4 μ nativ und 8×3 bis 4 μ nach Fixation. Der Polfaden wurde nur vereinzelt aufgefunden, war meistens nicht völlig ausgeschleudert und meist nur 40 bis 50 μ lang.

In Tuschesuspensionen waren nur geringe Gelatinehüllen zu beobachten. Die Sporen messen dann nur um 0,5 μ mehr als ungequollen. Auch nach langem Aufbewahren in Wasser blieben die Sporen unverändert.

Außer *Prodiamessa olivacea* wurde diese Infektion auch im Fettkörper von *Ablabesmyia lentiginosa* gefunden. Bei Prodiamessa handelt es sich um infizierte

Spätlarven, während andere sich schon eingepuppt hatten. Von den übrigen Infektionen bei Chironomiden ähneln die Sporen dieser Art denen von *Plistophora chironomi* Debaisieux, doch fehlen Plasmodien und mehrkernige Pansporoblaste. Auch sind die Sporen breiter an den Polen, und die innere Organisation ist verschieden. Die übrigen Arten in Chironomiden haben viel kleinere Sporen. Deswegen betrachten wir die Art aus *Prodiamessa olivacea* als eine neue Art und

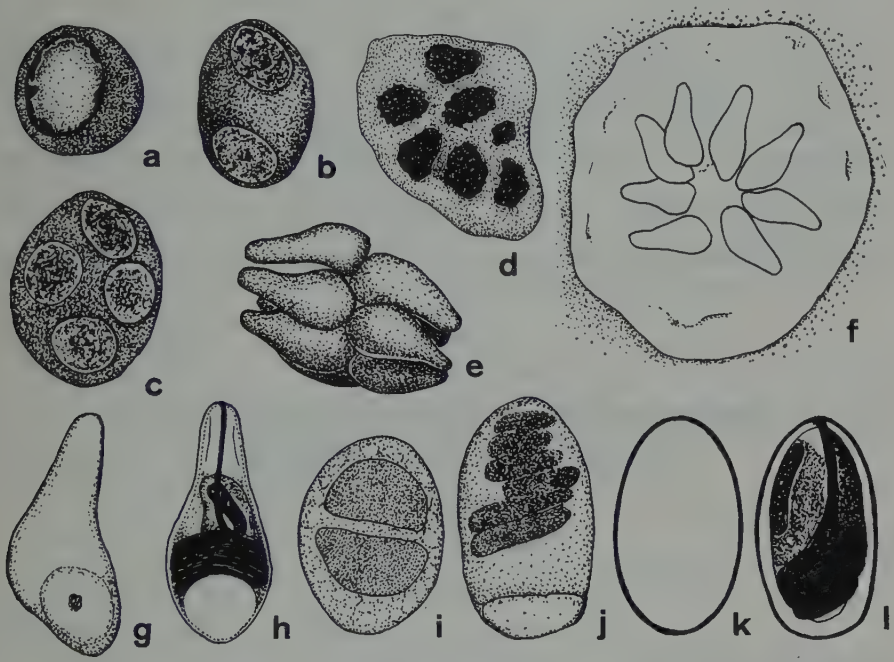


Abb. 2. *a—h Thelohania asterias* n. sp.. *i—l Nosema cheisini* n. sp.: *a—c* ein- bis vierkernige Plasmodien, fixiert in Bouin, Giemsa-feucht; *d* achtkerniges Plasmodium vor Gliederung in Sporoblaste; *e* zusammengeballter Pansporoblast; *f* Pansporoblast mit gequollener Gallerte; Spore nativ [*g*], und bei Giemsafeucht Färbung [*h*]: i zweikerniger Schizont; *j* Sporoblast mit angedeutetem Polfaden und Vakuole; *k, l* Spore nativ und nach HEIDENHAIN gefärbt

benennen sie zu Ehren des Prof. E. M. CHEISIN, Leningrad. *Nosema cheisini* n. sp.

In einer der neu beschriebenen Arten war es möglich, die Gallerthüllen durch Tusche zu veranschaulichen. Durch das Fehlen oder Vorhandensein einer solchen Hülle sind Arten voneinander zu unterscheiden. Zu technischen Einzelheiten sei bemerkt, daß Sporenmaterial in toten, geöffneten Wirten über 2 Stunden in Wasser aufbewahrt wird. Einige Minuten nach Tuschezugabe und Durchsaugen ist das Ergebnis unter dem Deckglas sichtbar. Auch abgetrocknete Sporen weisen nach 2 bis 3 Tagen die Gallerthüllen auf, doch wissen wir zur Zeit nicht, ob dies für alle Arten gilt. Tusche nach Buri dringt in die Gallerte ein und eignet sich nicht zur Demonstration der Hüllen (LOM und VÁVRA 1963).

Zusammenfassung

Es werden zwei neue Mikrosporidien aus dem Fettkörper der Chironomidenlarven beschrieben. *Thelohania asterias* n. sp. mit gallertartigen Pansporoblasten befällt die Larven von *Endochironomus nynchoides* und *Nosema cheisini* n. sp. mit einzelne Sporen ohne Gallerte den Fettkörper von *Prodiamessa olivacea* und *Ablabechnia lentiginosa*. Fundorte bildeten Algenbewuchse im Flusse Doubravka, Ostböhmen.

Schrifttum

Lom, J., Vávra, J.: Mucous envelopes of spores of the subphylum Cnidospora (Doflein (1901). Věst čsl. zool. spol. **27** (1963) 4—6.

Weiser, J.: Zur Kenntnis der Mikrosporidien aus Chironomiden-Larven I. Zool. Anz. **140** (1943) 126—8.

— Zur Kenntnis der Mikrosporidien aus Chironomiden-Larven II. Zool. Anz. **141** (1943) 255—264.

— Mikrosporidie cizopasící v larvách pakomárů. Věst. čsl. zoolog. společnosti **X** (1946) 273—292.

— Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. Monographien zur angew. Entomologie **17** (1961) p 149, Parey Verlag, Hamburg.

Beitrag zur Kenntnis der Oribatidenfauna (Oribatei, Acarina) Kärntens

Von

Franz Mihelčič[1]

Mit 6 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Oktober 1962)

Im Sommer 1962 wurden in Südkärnten, Umgebung von Rinkenberg und St. Veit im Jauntal (Österreich) einige Bodenproben gesammelt. Sie stammen aus der offenen Landschaft und von Waldrändern; alles von trockenen Standorten.

In diesem Material habe ich einige neue Oribatiden festgestellt, und zwar eine neue Belbide (*Metabelba gladiator* n. sp.) und zwei Unterarten zweier bereits bekannten Arten (*Oppia maritima carinthiaca* subsp. n. und *Eueremaeus valkanovi debilis* subsp. n.).

Diese Art und die beiden Unterarten will ich nun hier beschreiben.

1. *Metabelba gladiator* n. sp.

Diese Art ist unschwer von den bisher bekannten Arten der Gattung zu unterscheiden. Einerseits ist sie größer als die bereits bekannten Arten und andererseits besitzt sie an Beingliedern besonders gebaute Borsten.

[1] Dr. Franz Mihelčič, St. Johann im Walde, Post Lienz/Osttirol.

Die Länge des Tieres, gemessen an dem mir vorgelegenen Exemplar, beträgt 720 μm und seine Beite 430 μm. Ich konnte vier Exemplare messen, die folgende Größen ergaben: 680 × 410 μm, 710 × 420 μm, 720 × 425 μm. Die Oberfläche ist glatt und mit Schmutz bedeckt.

Zwischen den Beinen I und II ist eine vorspringende Rundung, aber keine besondere, eckige oder spitze Apophyse oder Tectum (Grandjean 1960). Somit gehört diese Art zu jener Gruppe der Metabelba, zu der auch *Metabelba lanceolata, Metabelba sphagni, Metabelba italica, Metabelba ericius* und *Metabelba rhodopeia* gehören. Dieser Rundung gegenüber steht auf dem Notogaster ein eckiger Vorsprung (Enantiophyse S_1 nach Grandjean 1960).

Die Rostral- und Lamellarhaare stehen an den Seiten des Prodorsums, so daß ihre Ansatzstellen von oben nicht zu sehen sind, wohl aber von unten. Die dünneren Rostralhaare sind glatt (wenigstens sind auch bei starker Vergrößerung keine Börstchen oder Schüppchen zu sehen) und stehen ein kurzes Stück vor den dickeren und mit feinen Zäckchen versehenen Lamellarhaaren. Während die Rostralhaare zwar zum Rostrum neigen, ihre Enden jedoch gerade nach vorn gerichtet sind, sind die Lamellarhaare stark zum Rostrum gekrümmt und reichen mit ihren Spitzen kaum über dasselbe hinaus (Abb. 1 a).

Die Bothridien sind groß und liegen schräg nach hinten und seitwärts. Die Sensilli sind sehr lange (280 μm), dunkle, rauhe Borsten. Sie sind größtenteils steif und nur im letzten Fünftel ihrer Länge fein ausgezogen und geschwungen. Sie reichen weit über den Seitenrand hinaus und sind schräg nach hinten, außen und aufwärts gerichtet (Abb. 1 c).

Die Exobothridialborste ist verhältnismäßig lang, dünn und nach vorn stark gekrümmt.

Die Interlamellarhaare sind lang (175—180 μm), dunkel, rauh und am Ende stumpf. Sie reichen über den Vorderrand des Notogaster und erreichen fast die Ansatzstelle des dritten Borstenpaares.

Zwischen Prodorsum und Notogaster ist eine Furche; vor ihr steht, etwas hinter der Ansatzstelle der Interlamellarhaare und ein wenig nach innen gerückt, jederseits ein Höcker und ihm gegenüber , d. h. jenseits der Furche auf dem Vorderrand des Notogaster, ein Gegenhöcker (Enantiophysen D_2 und D_1. Grandjean 1960). Die Höcker hinter den Bothridien (Postbothridialhöcker B und B_1, Grandjean 1960) fehlen. Somit gehört die Art in die Gruppe jener Metabelba, die nur ein Paar Höcker (ein Paar Enantiophysen) besitzen, wie *Metabelba italica* und *Metabelba ericius*, denn *Metabelba rhodopeia* hat keine Gegenhöcker.

Der Vorderrand des Notogaster ist glatt, gerundet, gleichmäßig umrandet und ohne Spinae adnatae.

Auf dem Notogaster sind 11 Paar Borsten (8 Paar Rückenborsten und 3 Paar Hinterrand- oder p-Borsten). Die des 1. Paares sind die kürzesten von Rückenborsten und gerade nach vorn gerichtet; sie reichen über die Ansatzstelle der Interlamellarhaare hinaus. Die des 2. Paares stehen aufrecht, sind aber schwach nach vorn und seitwärts gerichtet. Die übrigen sind alle aufrecht und schwach nach hinten geneigt. Alle sind dunkel, rauh und gleich lang (102 μm) und besitzen

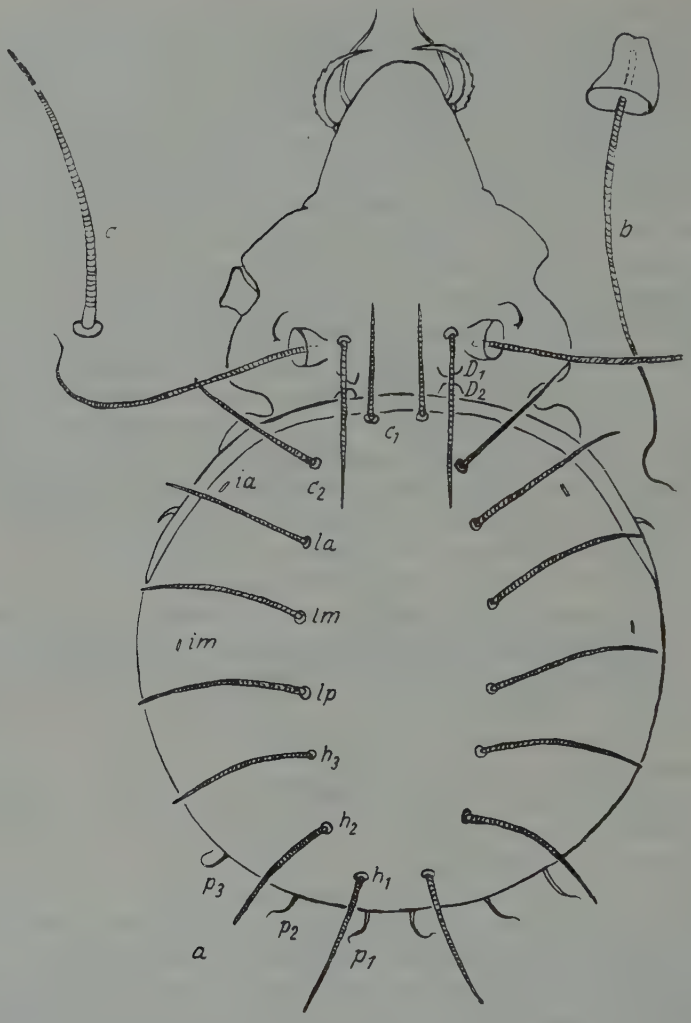


Abb. 1. *Metabelba gladiator* n. sp. — *a* Habitus von oben, *b* Sensillus, *c* Rückenborste

eine helle Basis. Die Rückenborsten ziehen in einer wenig konvexen Linie über die Rückenfläche, sie stehen also nicht radiär. Die *p*-Borsten sind kurz, dünn und nach außen gebogen. Die Ansatzstellen der Rückenborsten sind groß. Neben den Borsten sind noch 5 Paar Lyrifissuren zu sehen (davon sind *ia* und *im* von oben, die *ih* und *ips* von der Seite und die *ip* von unten zu sehen).

Ventral: auf dem Camerostom sehen wir die üblichen Borsten, die aber lang sind, so daß sie mit ihren Spitzen den Hinterrand des Camerostoms erreichen. Alle sind dünn. Auch die übrigen Ventralborsten, außer 1 c, 3 c und 4 d, die basal verbreitert und in dünne Spitze ausgezogen sind, sind dünn und lang. Ihre Verteilung ist aus der Abbildung (2 a) zu ersehen.

Auf den Genitaldeckeln sind 6 Paar Borsten, von denen die des 1. und 2. Paares mit ihren Spitzen über den Seitenrand hinausreichen, die übrigen aber kürzer sind. Die beiden Borstenpaare auf den Analdeckeln stehen in der rostralen Hälfte derselben und sind lang: die des 1. Paares stehen nahe am Vorderrande und erreichen mit ihrem Ende die Ansatzstelle des 2. Paares, das beinahe in der Mitte des Deckels zu stehen kommt und über den Hinterrand hinausragt.

Apodema II und sejugal sind gut ausgebildet. Apodema II ist aus zwei Teilen (Halbapodema) zusammengesetzt und ebenso lang wie die beiden Halbapodemata sejugal. Apodema III ist kurz und schwach ausgebildet. Hinter dem Acetabulum IV ist die Kutikula in Form einer Leiste verstärkt (Postacetabularleiste?) (Abb. 2 b).

Die Beine (Abb. 3 a, b, c) des I. Beinpaares sind ein wenig kürzer als der Körper; sie messen beim Exemplar, das mir als Typus vorgelegen hat, 612 μm. Die des IV. Beinpaares sind etwas länger als der Körper und messen bei meinem Exemplar 765 μm. Alle Beinglieder sind kugelig angeschwollen. Folgende Tabelle[2] gibt uns die Länge einzelner Beinkleider der vier Beinpaare wieder:

Glied	Bein I Länge: 612 μm	Bein II Länge: 544 μm
Tarsus:	136 μm 68 μm 36 μm	136 μm 68 μm 24 μm
Tibia:	— 68 μm 36 μm	— 68 μm 32 μm
Genu:	— 54 μm 28 μm	— 50 μm 16 μm
Femur:	— 105 μm 85 μm	— 102 μm 50 μm
Trochanter:	— — —	— — —

Glied	Bein III Länge: 580 μm	Bein IV Länge: 765 μm
Tarsus:	115 μm 50 μm 25 μm	138 μm 52 μm 21 μm
Tibia:	— 65 μm 32 μm	— 60 μm 52 μm
Genu:	— 34 μm 18 μm	— 42 μm 34 μm
Femur:	— 106 μm 50 μm	— 120 μm 44 μm
Trochanter:	— 85 μm	— 180 μm

Die Kutikula der Beine ist glatt.

Die Beinborsten sind außer an den Tarsen (*tc'*, *it*, *p* und *u*, also die distalen), schwertförmig verbreitert: sie haben eine kurze, schmale Basis, dann verbreitern sie sich plötzlich und laufen schließlich in eine längere oder kürzere, feine, am Ende zugespitzte und manchmal auch geschwungene Borste aus. Diese Borsten sind meistens auch länger als ihre Beinglieder, zu denen sie gehören (Abb. 3 d, e, f).

[2] Anmerkung zur obigen Tabelle: Die erste Zahl bedeutet den distalen Teil des Gliedes, die zweite den kugelig angeschwollenen Teil und die dritte den Stiel.

Abb. 2. *Metabelba gladiator* n. sp. — *a* Habitus von unten, *b* Beinborste von oben, *c* längere Beinborste von der Seite, kürzere Beinborste von der Seite

Die Borsten auf einzelnen Gliedern verteilen sich wie folgt: Bein I (Ta: 18, Ti: 6, Ge: 3, Fe: 7), Bein II (Ta: 16, Ti: 5, Ge: 3, Fe: 7), Bein III (Ta: 11, Ti: 5, Ge: 4, Fe: 6, Tr: 3), Bein IV (Ta: 11, Ti: 5, Ge: 3, Fe: 6, Tr: 3).

Solenidion φ_1 auf Tibia I ist sehr lang (290 μm) und hat keine Schutzborste; Solenidion φ_2 ist schwach nach unten gebogen. Solenidion auf Genu I ist schwach nach unten gebogen. Auf Tibia und Genu des II. und III. Beinpaares sind sie mit Schutzborsten versehen; diese sind verbreitert. Solenidion der Tibia I ist schräg nach vorn und seitwärts gerichtet, das der Tibia IV zuerst nach unten und dann nach oben und rückwärts gebogen.

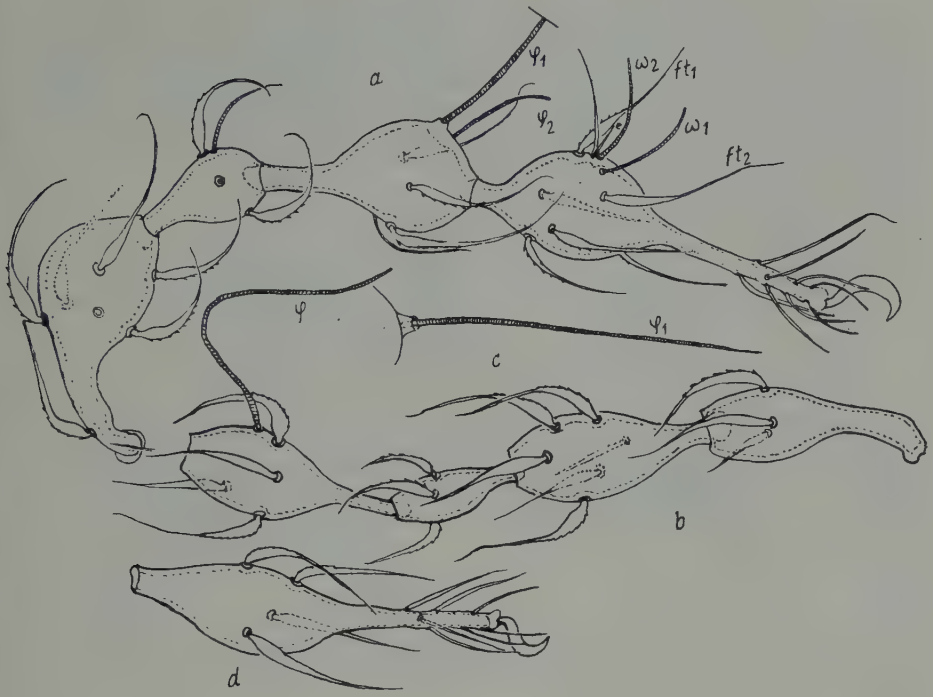


Abb. 3. *Metabelba gladiator* n. sp. — *a* Bein I, *b* Bein IV, *c* Solenidion der Tibia I, *d* Tarsus IV

Zur Ökologie: Diese Art wurde in trockenen Bodenmoosen in der Umgebung von St. Veit im Jauntal (Unter- oder Südkärnten) festgestellt.

Zur Systematik: Wie oben erwähnt, gehört die Art zu jenen *Metabelba*, die zwischen Beinen I und II keine eckige Apophyse besitzen, sondern eine Rundung, wie *Metabelba ericius* Kunst. Sie besitzt aber nur zwei Höcker jederseits (Höcker und Gegenhöcker); unterscheidet sich aber von den bisher bekannten Arten aus dieser Gruppe in manchen Merkmalen. So hat *M. lanceolata* lanzettliche Rückenborsten, und ihr Notogaster ist einförmig; *M. platynotus* hat nach hinten verlängerten Notogaster, der auch hinten höher ist als vorn. Runden Notogaster hat *M. montana*, die kurze, nach hinten gebogene Borsten besitzt und keine schwertförmig verbreiterte Beinborsten hat. Sie ist auch kleiner. *M. sphagni* ist kleiner, ihr Sensillus und die Interlamellarhaare sind in Länge nur wenig verschieden, die Rückenborsten stehen radiär und die Beinborsten sind von gewöhnlicher Gestalt. *M. ericius* hat kürzere Borsten, kürzere Sensilli und kürzere Interlamellarhaare, andere Zahl und Form der Beinborsten; sie ist auch kleiner als die neue Art.

2. *Oppia maritima carinthiaca* subsp. n. (Abb. 5 a, b, c, d)

Von dieser Subspecies lagen mir vier Exemplare vor. Sie hatten eine Länge von 260 μm und eine Breite von 130 μm.

Im Gegensatz zu den beiden Vergleichsarten, d. i. von der Art *Oppia maritima* Willm. und der Unterart *Oppia maritima acuminata* Strenz. hat diese Unterart einen kreisrunden, gewölbten Notogaster (halbkugeligen). *Oppia maritima* besitzt zwar auch einen kreisrunden Notogaster, der aber nicht halbkugelig gewölbt ist, sondern mehr flach. *Oppia maritima acuminata* hat aber einen länglichen Notogaster (Abb. 4 a, b, c, d).

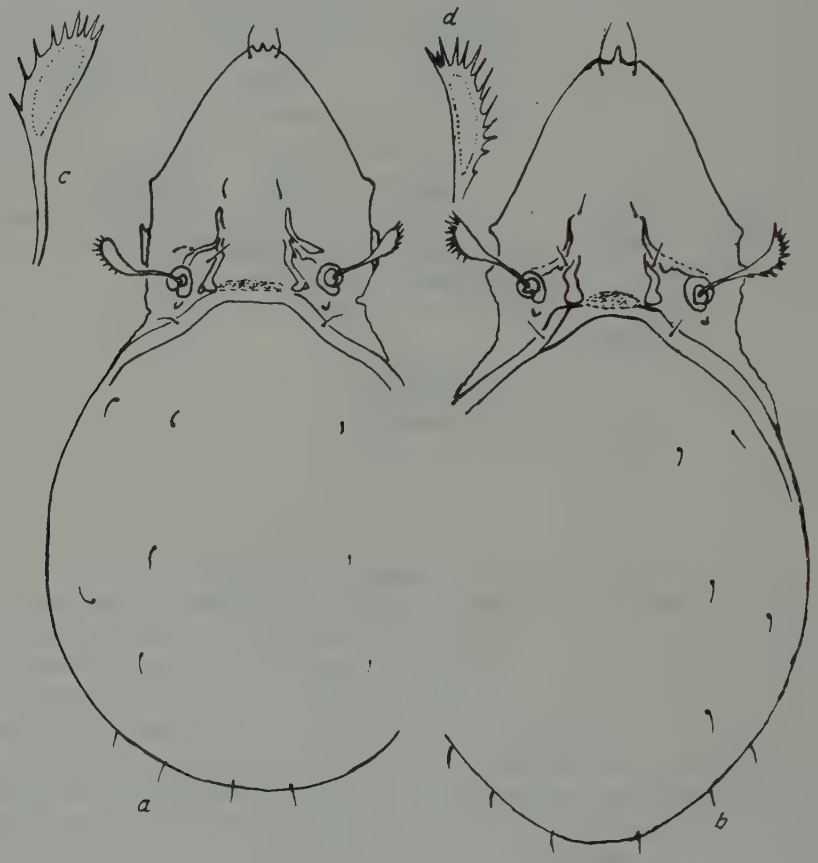


Abb. 4. *Oppia maritima* Willmann (*a*) und *Oppia maritima acuminata* Strenzke (*b*)

Das Rostrum ist dem bei *Oppia maritima acuminata* ähnlich, nur besitzt der Mittelzahn bei der neuen Unterart basal eine gerundete Lobe, der bei der Vergleichsunterart fehlt.

Die Lamellen sind schwach, nur ihr distales Ende ist kräftig. An der Innenseite der Interlamellarleisten befindet sich bei meiner Subspecies eine *C*-förmige Leiste, die basal vom Innenast der Interlamellarleiste bis zu ihrem distalen Ende reicht. Sie ist schwach sklerotisiert. Solche Leiste wird bei den Vergleichsarten nicht erwähnt.

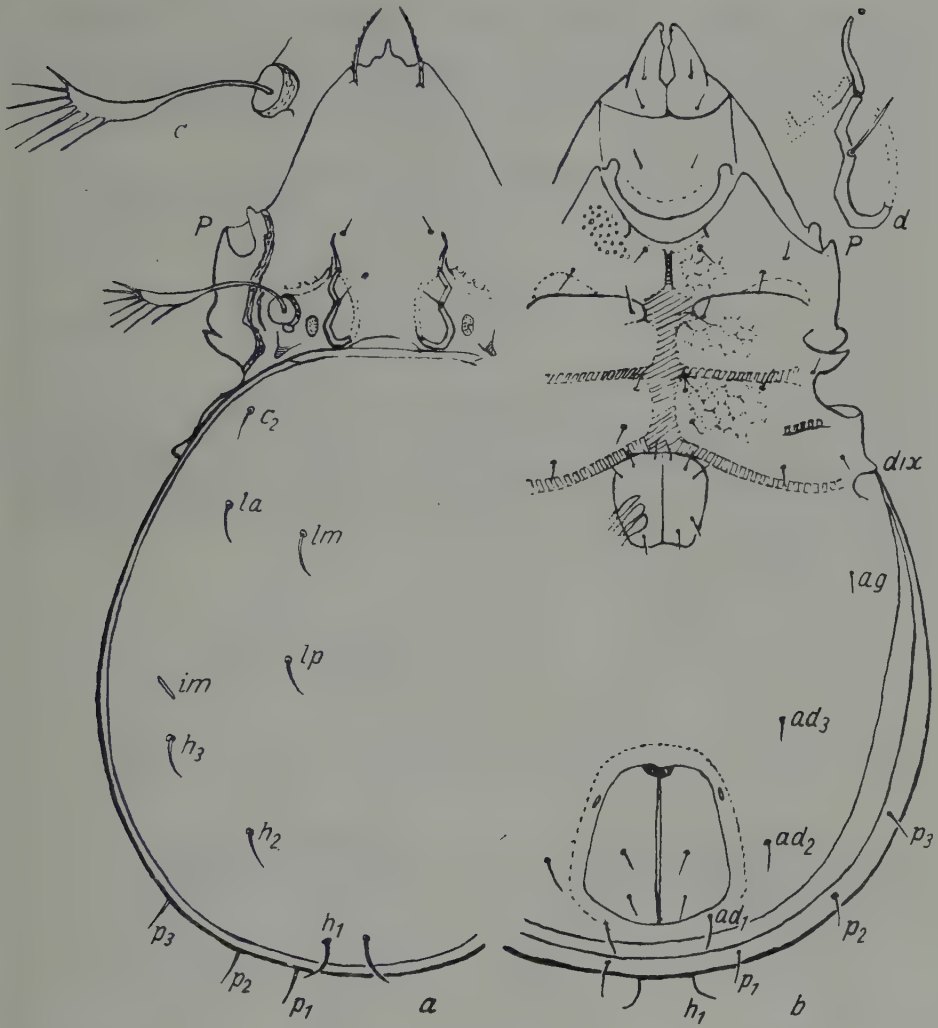


Abb. 5. *Oppia maritima carinthiaca* subspec. n. — *a* Habitus von oben (Teilansicht), *b* Habitus von unten (Teilansicht), *c* Sensillus, *d* Lamellen

STRENZKE (1951) zeichnet bei beiden Vergleichsarten die große Apophyse *P* nur schwach, wenig vorspringend und kaudal gerundet. Bei meiner Unterart ist sie kräftig und hat kaudal eine Spitze und ihr gegenüber eine Gegenspitze (Enantiophysen *S* und *S*?).

Die Interlamellarhaare stehen nicht im Zwischenraum der Lamellen und der Interlamellarleisten, sondern auf diesen. Bei beiden zum Vergleich herangezogenen Arten stehen sie im Zwischenraum.

Der Sensillus hat eine längliche, einseitige verdickte Spindel mit nur 5 bis 6 ungleich langen, dornartigen Borsten, die aber länger sind als die Spindel breit

ist. Beide Vergleichsarten haben kürzere Borsten und deren Zahl ist größer (9—13).

Der Vorderrand des Notogaster ist glatt, gleichmäßig breit umrandet und nicht so gebaut, wie die Abbildungen STRENZKEs für *Oppia maritima* und *Oppia maritima acuminata* zeigen.

Oppia maritima ist aus Grönland und Deutschland bekannt, *Oppia maritima acuminata* aus Norddeutschland, wo sie in Humusböden wohnt. Die neue Unterart wurde im morschen Holz in Südkärnten (Österreich) festgestellt.

3. *Eueremaeus valkanovi debilis* subsp. n.

KUNST (1961) hat eine neue *Eueremaeus*-Art beschrieben und sie *Eremaeus valkanovi* genannt. Sie wurde in Bulgarien, und zwar in extrem trockenen Lebensstätten gesehen. Ich habe sie in solchen von Peloponnes, Korsika, Spanien, an einigen Stellen Osttirols, Südtirols und Kärntens gefunden (MIHELČIČ im Manuskript bei Eos). Das charakteristische Merkmal sind die langen Lamellen, die bis zum Pedotectum I reichen, nahe beieinander stehen (ihre Entfernung beträgt entweder ihre Länge, wenn die Lamellen etwas kürzer sind, oder sie ist kleiner, wenn sie länger sind) (Abb. 6 a).

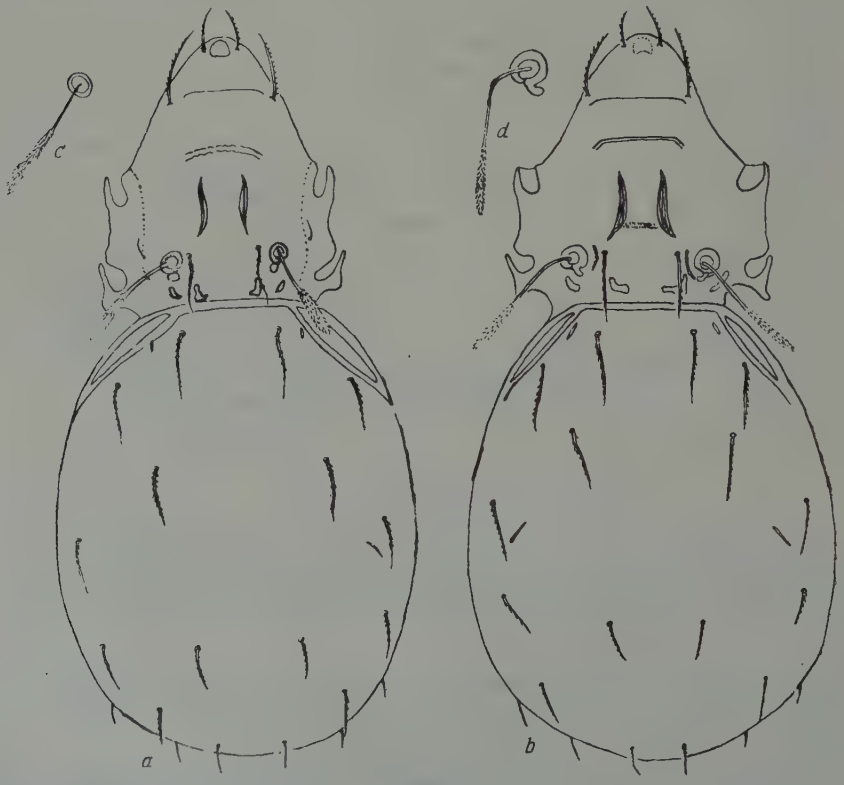


Abb. 6. *Eueremaeus valkanovi* Kunst (*a*), *b* sein Sensillus, *Eueremaeus valkanovi debilis* subsp. n., *c* sein Sensillus

Nun hat mir derselbe Autor vor zwei Jahren ein Exemplar derselben Art zugeschickt, daß aber aus der Tschechoslowakei stammt und das sich vom Typus durch dünneren Sensillus unterscheidet. Besonders ist der Kolben kürzer und dünner als beim Typus. Seine Länge ist etwa 1/3 der ganzen Sensillus-Länge, beim Typus ist sie etwa die halbe Länge.

Die *Eueremaeus*-Arten variieren individuell und ökologisch sehr merklich. Besonders die Skulptur des Prodorsums, der Teil zwischen den Lamellen und beiden Bothridien weist oft merkliche Unterschiede auf. Ebenso ist die Form, die Stärke und Größe der Granulation des Notogaster ökologischen Einflüssen unterworfen. Wir beobachten je nach dem Standort sowohl schwache, kaum wahrnehmbare, aber auch gut ausgebildete und stark lichtbrechende Granulation.

Neben dem dünneren Sensillus beobachten wir bei der neuen von mir als *Eueremaeus valkanovi debilis* benannten Subspecies, auch kürzere oder längere Lamellen. Ich habe in einer individuenreichen Population aus Kärnten und einer Alm in Osttirol folgende drei Gruppen von Variationen der Lamellen bei dieser Unterart gesehen: 1. Lange Lamellen (sie reichen bis zum Pdeotectum I, haben eine ausgesprochene *S*-Form, ohne jede Spur einer Translamelle); 2. kurze Lamellen (mit gut oder schwach ausgebildeter Translamelle; dabei sind die Lamellen fast parallel und nur ihre rostralen und kaudalen Enden sind nach außen gebogen); 3. lange und kurze Lamellen mit dunklem, stark sklerotisiertem Zwischenraum ohne jede Spur einer Translamelle.

Noch mehr als die Lamellen variiert die Form, Zahl und Stärke der Leisten und Öhrchen im Raum zwischen den beiden Bothridien (d. h. vor der Grenzlinie des Notogaster).

Trotz dieser Variationen bleibt die Entfernung der Lamellen so, wie es oben angegeben wurde. Ebenso bleibt die Form des Sensillus unverändert: es handelt sich um beständige Merkmale. Dazu kommt auch noch etwas schmälere Postanalplatte, als wir sie beim Typus kennen. Sie steht der Größe und der Form nach der bei *Eueremaeus silvestris* nahe, also zwischen *Eueremaeus silvestris* und *Eueremaeus valkanovi*.

Meines Erachtens genügen diese Unterschiede, um die Aufstellung der neuen Unterart *Eueremaeus valkanovi* zu rechtfertigen.

Diese Unterart wurde in Mitteleuropa sowohl in Tälern Kärntens und Osttirol, aber auch im Gebirge Osttirols oft zahlreich von uns gesehen. Auch in Wäldern Guadarramas (Spanien) habe ich sie festgestellt. Die Art *Eueremaeus valkanovi* habe ich zwar in Tälern Osttirols gesehen, nicht aber im Gebirge.

Die neue Unterart kommt in der Laubstreu an der Waldgrenze, unter vereinzelten Sträuchern oberhalb der Waldgrenze, in der Nadelstreu der Gebirge und an einigen Stellen im Tale, wie in Grasrasen von Felsen in Osttirol und in Tälern (Rosental, Jauntal) in Kärnten vor. Einmal wurde sie zusammen mit *Eueremaeus intermedius* Mihelčič in Grasrasen einer Alm (2200 m) gesehen.

Schrifttum

Grandjean, F.: *Damaeus arverensis* n. sp., Acarologia **2** (1960) 2.
Hammer, M.: Investigacion on the microfauna of Northern Canada, Part I: Oribatidae, Acta Arctica **4** (1952).
Kunst, M.: Bulgarische Oribatiden (Acarina I. Univ. Carol. Biol. **3** (1957).
— Bulgarische Oribatiden (Acarina) IV. Acta Univ. Carol. Biol. **2** (1961).
Mihelčič, F.: Oribatiden Südeuropas V. Zool. Anz. **157** (1956).
Paoli, G.: Monografia del genere Damaeosoma Berl. e generi affini. Redia **5** (1908).
Schweizer, J.: Landmilben des schweizerischen Nationalparkes, 3. Teil: Sarcoptiformes Reuter 1909. Ergeb. wiss. Unters. schweiz. Nationalp. **5** (1956) (Neue Folge).
Sellnick, M.: Oribatei, Tierwelt Mitteleuropas **3** (1928 u. 1960).
— Neue Oppia-Art aus Tirol (Acari, Oribatei). Centr. Gesam. Forst **78** (1960).
Strenzke, K.: Some new Central Europea Moss Mites. An. Mag. Nat. Hist. **4** (1951).
Willmann, C.: Oribatei, Tierwelt Deutschlands **22** (1929).

Ein Beitrag zur Kenntnis der Oribatiden (Acarina) Osttirols

Von

Franz Mihelčič[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 10. Oktober 1962)

In der vorliegenden Arbeit will ich über einige an Oribatiden in Osttirol gemachten Beobachtungen berichten. Es handelt sich um das Gebiet oberhalb von St. Johann im Iseltal, in der Höhe von etwa 1800 bis 2200 m. Das nötige Material wurde an und oberhalb der Waldgrenze unter verschiedenen Baumbeständen, bzw. vereinzelten Stauden und Buschwerk gesammelt. Es wurde eine neue *Oribella*-Art und zwei neue Unterarten zweier bereits bekannter Arten festgestellt.

Neubeschreibung der neuen Art und der beiden Unterarten

a) *Oribella dentata* sp. n.

Artenmerkmale

1. Rostrum mit 4 bis 5 Zähnchen jederseits;
2. Rostrum mit basal gerundetem, breitem Einschnitt jederseits;
3. Sensillus aus langem Stiel, mit mittlerer Spindel (seitlich gesehen), oder kurzem, gerundetem Kolben (von oben gesehen) und mit einigen Börstchen an der Außen- bzw. Innenseite und einigen am Ende der Spindel; diese in eine lange (Länge des Stieles) dünne, geschwungene Spitze ausgezogen;

[1] Dr. Franz Mihelčič, St. Johann im Walde, Post Lienz/Osttirol.

4. Lamellen und die an der Außenseite derselben stehenden kräftigeren Außenleisten, wie bei *Oribella paolii;*
5. Hinterrand des Notogaster nicht gerundet, sondern ausgebuchtet.

Beschreibung

Größe der vier erbeuteten Exemplare zwischen 500 μm und 520 μm. Prodorsum hinter dem Rostrum und im Mittelfeld erhöht; Farbe gelblich braun.

Rostrum mit einem durch jederseitige, kaudal gerundete Einbuchtung im selbständigen Mittellappen. Dem Einschnitt folgen 4 bis 5 kaudalwärts an Größe abnehmende Zähnchen, die sehr spitz sind (Abb. 1 a und c).

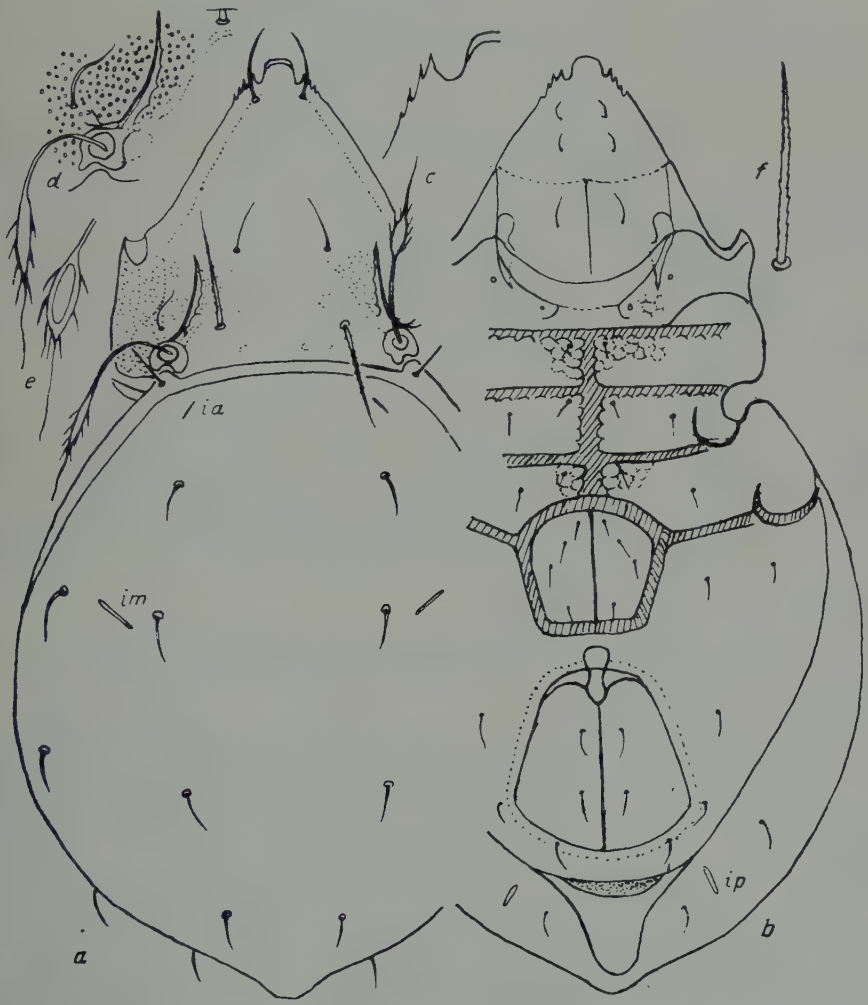


Abb. 1. *Oribella dentata* n. sp.: a) Habitus von oben, b) Habitus von unten, c) ein Teil des Rostrums, d) Sensillus von der Seite, e) Sensillus von oben, f) Interlamellarhaar

Rostralhaare stehen unweit voneinander, auf dem Rücken des Rostrums, kurz vor der Erhöhung des Prodorsums (etwa um ihre halbe Länge von derselben entfernt). Sie sind schwach nach außen und innen gebogen und reichen mit ihrer halben Länge über das Rostrum hinaus.

Lamellen sind wie bei *Oribella paolii*, d. h. vor dem Bothridium, an seiner Dorsalseite beginnt eine schwache *C*-förmig gebogene Leiste, die nach vorn läuft, aber nicht zur Mitte neigt; an der Innenseite des Bothridiums beginnt die dünne, d. h. schwach sklerotisierte, schwach *S*-förmig gebogene, vorn nach innen gebogene Leiste (Lamelle); diese ist so lang, wie die außenseits stehende Leiste. Kutikula zwischen beiden und an den Seitenapophysen ist fein granuliert. Die Lamellen sind voneinander um etwa ihre halbe Länge entfernt (Abb. 1 d).

Die Lamellarhaare sind so lang wie die Rostralhaare und 3 × kürzer als die Interlamellarhaare. Sie stehen ein Stück vor dem nach innen gebogenen Lamellarende (Abb. 1 a und f).

Der Zwischenlamellarraum ist sonst glatt; es stehen hier die steifen, geraden, rauhen Interlamellarhaare, bzw. Borsten. Bei manchen Individuen sind noch zwei ovale Fensterchen und vor dem Vorderrande des Notogaster zwei schmale helle Flecke zu sehen. Bei einem Exemplar wurde vor dem Notogastervorderrande eine mit den Enden rostral gebogene Leiste gesehen. Diese Gebilde, d. h. das Fensterchen, die Leisten usw., dürften individuell variieren.

Die Bothridien sind schräg nach außen gerichtet. Ihr innerer Teil liegt in der Querlinie des Prodorsums. Der Außenrand weist kaudal zwei Knoten auf; zwischen diese paßt eine stumpfe Ecke an den Schultern des Notogaster.

Die Sensilli sind lang und aus drei Teilen zusammengesetzt; proximal ist der lange, dünne Stiel, der nach hinten gebogen ist; ihm folgt von der Seite gesehen eine dünne Spindel, von oben her gesehen aber ein kurzer, breiter Kolben; beide tragen einige wenige Börstchen (bei den mir vorgelegenen Exemplaren waren an der Außenseite 3, an der Innenseite 2 und am Ende der Spindel bzw. des Kolbens 2 Börstchen. Die Spindel verlängert sich in eine dünne, haarförmige, schwach geschwungene, lange (etwa so lang wie der Stiel des Sensillus) Borste (Abb. 1 a, d und e).

An der Außenseite des Bothridiums steht die verhältnismäßig lange (etwa so lang wie die Lamellarhaare), dünne, nach vorne gebogene und am Ende geschwungene Exostigmalborste.

Der Vorderrand des Notogaster ist fast gerade, d. h. er ist nur schwach gebogen. Der Hinterrand ist in der Mitte ausgebuchtet. Der Vorderrand besitzt an den Schultern jederseits eine kurze, stumpfe Ecke, die dicht unter das Bothridium zu liegen kommt und in den Zwischenraum der beiden kaudalen Ausbuchtungen des Bothridiums paßt.

Der Notagaster trägt jederseits 9 Borsten, die von vorn nach hinten an Länge abnehmen. Eine von ihnen steht auf den Schulterecken. Dazu sind jederseits drei Schlitzporen zu sehen. Die *ia* stehen ganz vorn, schräg nach innen, die *im* in der Mitte schräg nach außen und vor, die beiden sind lang und schmal;

die *ip* sind hinten, zwischen den Borsten p_1 und p_2; sie sind kürzer und breiter (mandelförmig). Sie liegen an der Unterseite des nach unten gebogenen Rückenpanzers.

Ventral: Das Camerostom ist breit und hat kräftige *k*-Ecken. Wir sehen auch die üblichen drei Paar Borsten (Abb. 1 b).

Apodemata sind gut ausgebildet und durchgeführt. Die II und III und das sejugal laufen gerade von einer Seite zur anderen. Nur Apodema IV läuft schräg zur Genitalöffnung, die kräftig umrandet ist. Von der kaudalen, äußeren Seite des Acetabulums IV läuft nach außen eine dünne Leiste.

Abb. 2. *Oribella dentata* n. sp.: a) Bein I, b) Tibia des Beines II, c) Bein IV

Die Beborstung der Ventralfläche ist aus kurzen Borsten. Ihre Verteilung ist aus der Abbildung zu erkennen.

Die Ventralplatte wird hinter der Analöffnung zwar abgerundet, ist aber ein wenig verstärkt. Der Dorsalpanzer bedeckt einen Teil der Ventralfläche und bildet hinten in der Mitte einen schmalen Spalt (zu vergleichen mit der Postanalplatte und ihr entsprechender Einbuchtung des Dorsalpanzers bei der Gattung *Eueremaéus*).

Die Genital- und die Analöffnung sind groß; auf den Genitaldeckeln sind jederseits 5 Borsten, auf den Analdeckeln jederseits 2. Die Borsten der Genitaldeckel sind so verteilt, daß die vorderen in einer Schräglinie von vorn nach

hinten laufen und von der letzten, kaudalsten durch einen Zwischenraum getrennt sind.[2]

Die Beine sind kürzer als der Körper und besitzen nicht stark angeschwollene Beinglieder. Die Borstenformel lautet:

Bein I (Ta: 16, Ti: 6, Ge: 3, Fe: 4), Bein II (Ta: 12, Ti: 4, Ge: 3, Fe: 4). Bein III (Tr: 1, Fe: 3, Ge: 2, Ti: 4, Ta: 12). Bein IV (Tr: 1, Fe: 2, Ge: 1, Ti: 3, Ta: 11).

Tarsus I hat den Famulus *e* und 2 Solenidien, deren eines nach außen und aufwärts gerichtet ist, das andere ist aber kräftig zum Gliede gebogen; an der Innenseite sind drei kräftige, breite und mit scharfen Spitzen besetzte *b*-Borsten; auf Tibia I steht das als Tasthaar ausgebildete Solenidion allein und an der Innenseite ist nur eine kräftige Borste mit Spitzchen. Auch auf Genu I ist nur ein als Tasthaar ausgebildetes Solenidion.

Tarsus II hat nur ein Solenidion mit stumpfer Spitze; die Tibia hat auch ein Solenidion als Tasthaar; auf Genu ist ein zurückgebogenes Solenidion mit stumpfem Ende (sieht wie abgebrochen aus; gesehen bei allen mir vorgelegenen Exemplaren).

Tibia III hat ein Solenidion, das als Tasthaar ausgebildet ist; es ist seitwärts gerichtet; Genu III hat eine kurze, nach unten, zum Gliede gebogene Borste; Tibia IV hat ein gerades Solenidion als Tasthaar und auf Genu eine kurze, mit dem Gliede parallell laufende Borste.

Diese Art wurde im Gebirge um St. Johann (Alm, etwa 1800 m hoch) in der stark verrotteten Streu von verschiedenen Pflanzen gefunden.

Nach der Zahl der Krallen, sie besitzt nur eine Kralle auf jedem Bein, gehört sie zur Gruppe jener Oribella, die nur eine Kralle auf jedem Bein haben, wie *O. lanceolata, O. paolii, O. pectinata;* unterscheidet sich aber von allen genannten Arten durch das gezähnelte Rostrum, durch den selbständigen Mittellappen des Rostrums, durch die Form und Länge der Sensilli, durch die mit einem Höcker versehenen Schulterecken; dazu hat sie weit voneinander stehende Lamellen; diese stehen bei *O. lanceolata* nahe beieinander; auch hat diese Art keine Seitenkiele; *Oribella castanea* hat stark konvergierende Lamellen; *Oribella paolii* hat kürzere Sensilli, keine Zähnchen am Rostrum und keine Schulterecken. *O. pectinata* hat als Sensillus eine allseitig beborstete Borste; der Vorderrand des Notogaster springt gerundet vor; die Haare des Notogaster sind sehr lang. Ich meine, daß die neue Art durch diese Merkmale genügend umgrenzt ist.

b) *Zygoribatula interrupta major* subsp. n.

Willmann (1939) hat aus dem schlesischen Gebiet eine neue *Zygoribatula* beschrieben, die er *Zygoribatula interrupta* benennt; charakteristisch für diese Art sind die Lamellen, die vorn verbreitert sind und an den Innseiten des Endes der Lamellen kurze Ansätze einer Translamelle haben. Ihre Schulter-

[2] In der Abbildung 1 b fehlt die 4. Borste auf den Genitaldeckeln; sie steht außenseits der 5. Borste, die in die innere Ecke gerückt ist.

blättchen sind nur wenig ausgebildet und die Sensilli haben einen dicken, kurzen Kolben.

Nun hat KUNST (1959) aus Bulgarien eine *Zygoribatula* beschrieben, die der oben angeführten sehr nahe steht, sich von ihr aber durch dünneren, schlankeren Sensillus, durch gleichmäßig breite Lamellen und durch kräftiger ausge-

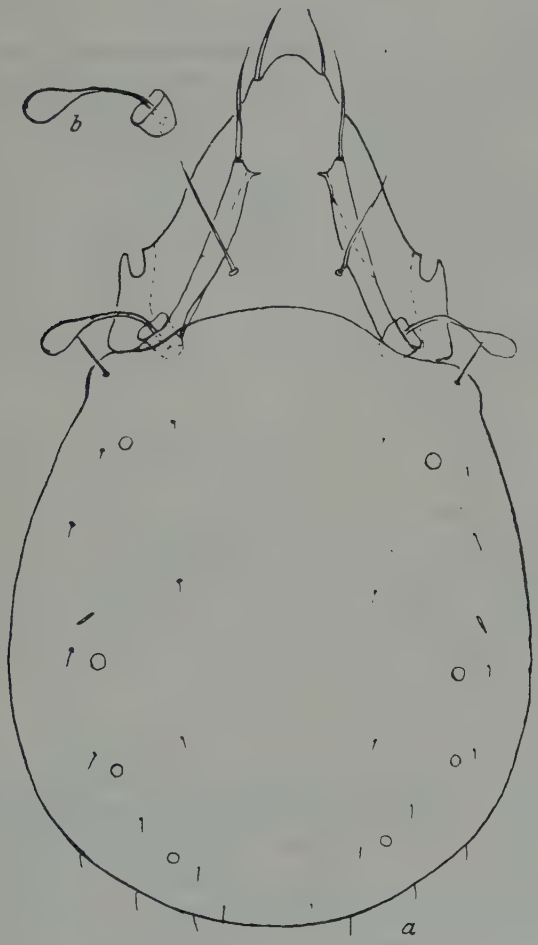


Abb. 3. *Zygoribatula interrupta* Willm. *major* subsp. n.: a) Habitus von oben, b) Sensillus von der Seite

bildete Schulterblättchen unterscheidet. Der Autor führt sie als selbständige Art an und benennt sie *Zygoribatula saxicola*.

Beide Arten unterscheiden sich auch durch ihre Bionomie; *Zygoribatula interrupta* lebt in Moormoosen des Gebirges, *Zygoribatula saxicola* aber in trockenen Moosen auf Kalkgestein. Die erste in Mitteleuropa, die zweite in Südeuropa (Bulgarien).

Nun habe ich im Gebirge Osttirols (Hohe Tauern) in der Höhe von etwa 2000 m eine *Zygoribatula* festgestellt, die Merkmale beider Arten aufweist. Meines Erachtens steht sie näher der *Zygoribatula interrupta;* weil aber die unterscheidenden Merkmale m. E. zu gering sind, habe ich sie als Subspecies der genannten Art beschrieben. Die Merkmale sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Zygoribatula

	interrupta Willm.	*saxicola* Kunst	*interrupta major* Müh.
1. Größe	L: 400—435 μm B: 240—250 μm	440—547 μm 277—342 μm	500—550 μm 325—350 μm
2. Rostrum	schwach vorspring.	kräftig vorspring.	schwach vorspring.
3. Lamellen	vorne verbreit.	vorne nicht verbreitert	ebenso
4 Sensillus	kurz und dickkolbenförmig	schlank kolbenförmig	kurz und dickkolbenförmig
5. Vorderrand des Notogaster	stark vorspringend	nicht stark vorspringend	
6. Schulterblättchen	länglich, wenig hervortretend	gerundet und gut hervortretend	
7. Hinterrand des Notogaster	gerundet	hinten verschmälert	breit gerundet

Ich meine, daß dadurch die Benennung der mir vorgelegenen Exemplare als selbständige Subspecies genügend erwiesen ist.

Diese Subspecies wurde in der Laub- und Nadelstreu an der Waldgrenze und höher (2000 m) in der Streu von Rhododendron ferrugineum festgestellt. Dazu wurde sie vereinzelt auch im Tale um St. Johann im Walde öfters gesehen.

c) *Achipteria coleoptrata major* subsp. n.

Es dürfte die größte der bisher bekannten Achipteriiden sein. Von etwa 40 erbeuteten Exemplaren hatten alle eine Größe von 880 bis 950 μm.

Die Körperform ist sehr gedrungen und der Notogaster fast kreisrund. Die Pteromorphen treten nur wenig aus dem Umfang des Notogaster heraus.

Die Farbe ist dunkelbraun bis schwarzbraun.

Die Kutikula des Notogaster ist fein punktiert und am Seiten- und Hinterrand mit hellen Flecken versehen.

Das Rostrum ist breit und hat am Ende eine konische Spitze.

Die Pedotecta I sind breit, wie bei *coleoptrata* und haben die gleiche Form (Sellnick 1931). Die Lamellen endigen spitz und sind an der Außenseite durch eine schmale, kräftige chitinisierte Leiste verstärkt.

Das Tectopedium II ist breit gerundet und an der Außenseite eckig, aber ohne ausgesprochenen Zahn.

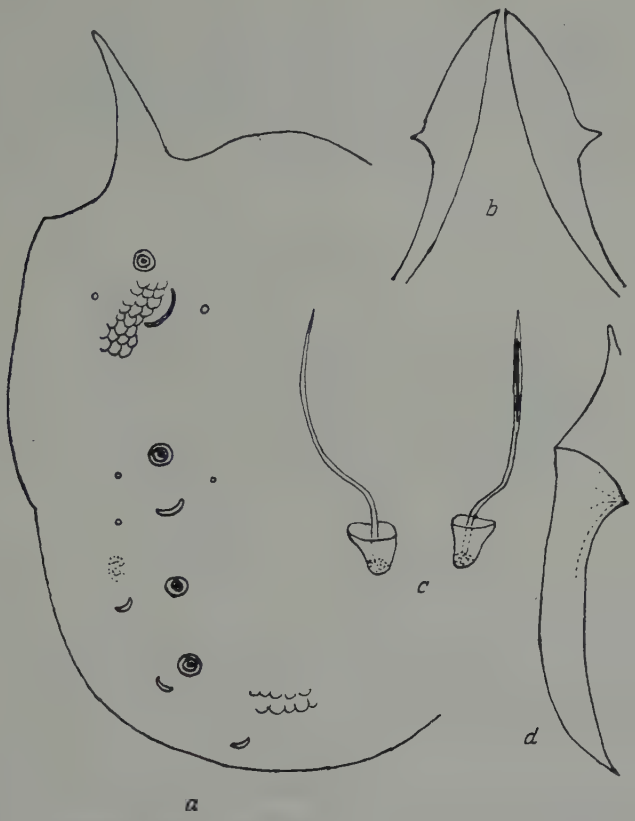


Abb. 4. *Achipteria coleoptrata* Linnee *major* subsp. n.: a) Ein Teil des Notogaster, b) Pedotecta I, c) Sensillus von oben (rechts) und von der Seite (links), d) Pteromorphen von unten

Die Interlamellarhaare reichen nicht bis zur Spitze der Lamellen und kreuzen sich an ihrem Ende.

Der Sensillus ist eine lange, basal geknickte, fast gleichmäßig dicke rauhe, fein und scharf zugespitzte Borste, die dem Ende zu kaum ein wenig verbreitert erscheint.

Pteromorphen haben einen langen, kräftigen, stumpf endigenden Kiel, der schwach nach außen gebogen ist (das sieht man gut, wenn der Rückenpanzer abgetrennt wird). Ihr Rand ist eckig (bei ausgebreiteten Pteromorphen sehen wir eine kleine Spitze).

Im ganzen sind 5 Sackdrüsen ausgebildet; die adalaris ist groß, die 3 mesonotica sind kleiner und die hinterste ist (wie SELLNICK 1931 sagt) schwer zu erkennen. Schlitzporen schmal, sichelförmig.

Es sind keine Borsten auf dem Notogaster zu sehen, wohl aber ihre Ansatzstellen (auch bei starker Vergrößerung). Sie dürften sehr winzig sein. Die Borsten der Bauchfläche sind alle winzig klein.

Wegen der großen Ähnlichkeit mit *Achipteria coleoptrata* und m. E. zu geringen Unterschiede (vor allem in der Form des Sensillus und dann in der Größe) ist eine Aufstellung einer eigenen, selbständigen Art nicht ratsam. Die angeführten Unterschiede erlauben aber m. E. die Aufstellung einer Subspecies der genannten Art.

Die Unterschiede zwischen beiden Arten sind aus der folgenden Tabelle zu ersehen.

Achipteria

	coleoptrata	*coleoptrata major* n. subsp.
Länge	545—625 µm	880—950 µm
Form des Notog.	länglich	fast kreisrund
Sensillus	kolbenförmig	borstenförmig oder lanzettlich
Rostrum	gerundet	mit einer konischen Spitze

Diese Subspecies wurde im Gebirge (Hohe Tauern) etwa in der Höhe von 1600 bis 2000 m (an der Waldgrenze und oberhalb derselben) in der Laub- und Nadelstreu von Rhododendron, Juniperus, Lärchen und Latschen gefunden. Der Standort ist im Sommer trocken. Zugleich mit ihr wurden einige Exemplare (man kann das Vorkommen als vereinzelt bezeichnen) der typischen Art gefunden. Sie sind fast um die Hälfte kleiner, sind hellbraun und besitzen biskuitähnliche Schlitzporen. Die Rückenborsten sind zwar kurz, aber bei starker Vergrößerung zu sehen. Auch der Sensillus ist dicker (kurz zugespitzte Spindel oder dünne Keule).

Schrifttum

Hammen, L. von: The Oribatei (Acari) of the Netherlands. Zool. Verh. **17** (1952).

Hammer, M.: Investigacions on the Microfauna of Northern Canada, part I. Oribatidae. Acta Arct. **4** (1952).

Kunst, M.: Bulgarische Oribatiden (Acari) III. Acta Univ. Carol. Biologica **1** (1959).

Sellnick, M.: Formenkreis Hornmilben, Oribatei. P. Brohmer. Die Tierwelt Mitteleuropas **3** (1928 u. 1960).

Willmann, C.: Moosmilben oder Oribatiden (Cryptostigmata). Dahl: Tierwelt Deutschlands **22** (1931).

Aus dem Zoologischen Institut der J. E. Purkyně-Universität in Brno

Rhyacodrilus subterraneus n. sp., eine neue Tubificiden-Art aus den Brunnen in der Umgebung von Leipzig

Von

Sergej Hrabě[1]

Mit 7 Abbildungen

(Eingegangen am 15. Oktober 1962)

In der Oligochaeten-Kollektion, welche ich von Frau Dipl.-Biol. R. Wegelin zur Determination erhielt, befindet sich eine sehr interessante neue *Tubificiden*-Art, und zwar *Rhyacodrilus subterraneus* n. sp., die ich in dieser Arbeit beschreiben will.

Rhyacodrilus subterraneus n. sp.

In zwei Proben aus den Brunnen in Trebishain und Albrechtshain in der Umgebung von Leipzig wurden 5 Exemplare von dieser Art gefunden, von welchen zwei vollkommen geschlechtsreif sind.

Der Körper von einem unbeschädigten Stück ist etwa 10 mm lang, höchstens (im X. Segment) 0,4 mm breit und besteht aus 70 Segmenten.

Das Prostomium ist abgerundet. Die intersegmentalen Furchen an dem Vorderkörper sind ungenügend ausgeprägt.

In den dorsalen Bündeln vor dem Gürtel sind je (1) 2 Haar- und dieselbe Zahl von Fächerborsten vorhanden. In den postclitellialen Segmenten kommen je ein Haar- und 2 Gabelborsten und in dem hinteren Körperdrittel je 2 (3) Gabelborsten vor.

In den ventralen Bündeln befinden sich anteclitellial je 2 bis 3 (4) Gabelborsten. In dem XI. Segment tritt je eine Penialborste und in den Segmenten hinter dem Gürtel bis zu den hintersten Segmenten je 2 (3) Gabelborsten auf.

$$\text{Borstenformel} = \frac{\text{(I) II (1) 2 II 2} \mid \text{I 1}}{\text{2—3 (4) 2} \mid \text{I}} \quad \frac{\text{I 2 . . . . . 2 (3)}}{\text{2—3 . . . . . 2—3}}$$

Die Haarborsten haben in den vorderen Segmenten eine Länge des Körpers, hinter dem Gürtel sind sie viel kürzer und dünner als die vorderen.

Die obere Zinke der dorsalen Fächerborsten ist $1\frac{3}{4}$mal länger und bedeutend dünner als die untere. Die Mittelzähnchen sind zahlreich und nur bei stärkerer Vergrößerung (Öl-Immersion) sichtbar. Die obere Zinke der ventralen anteclitellialen Borsten ist sogar noch länger als diejenige der Fächerborsten. In dem hinteren Körperdrittel ist die obere Zinke bei den Rücken- und Bauchborsten bedeutend kürzer als die obere (Abb. 1—3, 5).

[1] Prof. Dr. Sergěj Hrabě, Brno, Kotlářská 2, ČSSR.

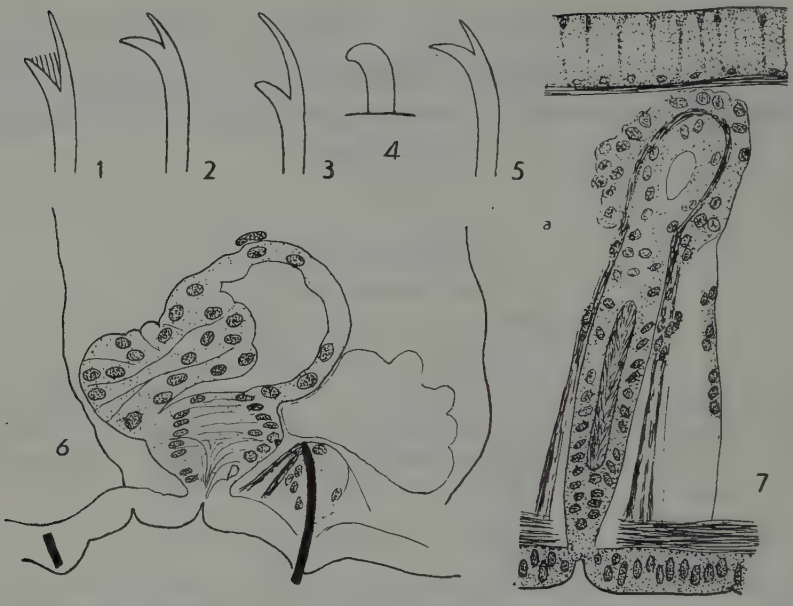


Abb. 1. Distale Partie der Fächerborsten vom VII. Segment
Abb. 2. Dieselbe von der dorsalen Borste des Hinterkörpers
Abb. 3. Dieselbe von der ventralen Borste des IX. Segmentes
Abb. 4. Dieselbe von der Penialborste
Abb. 5. Dieselbe von der ventralen Borste des Hinterkörpers

Abb. 1—5. 1200× vergr. Abb. 6—7. 290× vergr.

Abb. 6. Längsschnitt durch die Samentasche
Abb. 7. Dieselbe durch das Atrium (a) und distale Partie des männlichen Ausführapparates

Die Penialborsten sind gerade, an dem ektalen Ende abgerundet und ein wenig gebogen (Abb. 4).

Der Gürtel sattelförmig, an den Segmenten 2/3 X.-1/n XIII. entwickelt. An der dorsalen Seite befindet sich drüsiges Epithel, 48 μm hoch, wogegen ventral das normale Epithel nur 12 μm mißt (Abb. 7).

Ein Paar Samentaschenporen kommen hinter dem IX./X. Dissepiment in der Linie der ventralen Borsten des X. Segmentes vor.

Ein Paar männliche Poren münden in dem XI. Segment etwas lateral von den Penialborsten, welche je eine vorkommt.

In der Leibeshöhle schwimmen zahlreiche, kugelige Lymphozyten. Ihr Durchmesser mißt 20 bis 35 μm.

Die pharyngealen Drüsen befinden sich im IV. bis VII. Segment, sie münden in den Schlund im III. Segment. Die Chloragogenzellen bedecken die Darmröhre, beginnend vom VI. Segment.

Ein Paar Hoden ragen von dem ventralen Rande des Dissepiments IX/X in das X. Segment hinein.

Ein Paar Eierstöcke sind in dem XI. Segment an dem Dissepiment X/XI befestigt.

Die Samentrichter liegen vor dem Dissepiment X/XI und gehen nach hinten, dieses Dissepiment durchbohrend, in einen etwa 190 μm langen, proximal 19 μm dicken Samenleiter über. Der Samenleiter ist ziemlich kurz und bildet keine Schlingen. Er mündet in die obere Hälfte der kleinen (55 μm $\times$ 32 μm), ovalen Atrialampulle, die gänzlich von den Prostatazellen bedeckt ist. Die atriale Ampulle geht in eine 2½- bis 3mal längere distale Partie des männlichen Ausführapparates über, welche mit bewimperten, kubischen Epithel ausgepolstert ist. Das proximale Ende dieses distalen Teiles ist mit Muskeln versehen, die mit dem anderen Ende der ventralen Längsmuskulatur verbunden sind (Abb. 7). Der Penis fehlt.

Die Samentaschen bestehen aus einer kurzen und breiten Ampulle und einem scharf abgesetzten Ausführgang. Die epitheliale Auspolsterung dem Dissepiment IX/X zugekehrter Seite der Ampulle ist zylindrisch, die Zellen in den anderen Partien sind kubisch (Abb. 6). Die Ampulle enthielt zahlreiche Spermien. Die Spermatozeugmen fehlen wie bei den anderen Arten dieser Gattung. Die Samentaschen sind nicht mit der Darmröhre durch einen Gang verbunden.

Die reifen Spermien bedecken die männlichen Trichter. Die Eier mit dem eosinophilen Dotter liegen im Eiersack im XII. bis XIV. resp. XV.—XVII. Segment.

Fundort: Trebishain, Brunnen, 27. 7. 1960. R. Wegelin 4 Exemplare, leg. Collectio S. Hrabe Nr. 1645—31.
Albrechtshain, Brunnen, 15. 3. 1961. R. Wegelin 1 Exemplar, leg. Collectio S. Hrabe Nr. 1645—50.

Die Unterscheidungsmerkmale der neuen Art sind in der Bestimmungstabelle angeführt.

Die Bestimmungstabelle der Gattung *Rhyacodrilus*

1	Haarborsten in den dorsalen Bündeln des Vorderkörpers vorhanden	2
—	Haarborsten und Fächerborsten in den dorsalen Bündeln des Vorderkörpers fehlen	12
2 (1)	Ampulle der Spermatheke mit der Darmröhre durch einen Gang verbunden	3
—	Ampullen der Spermatheke nicht mit der Darmröhre durch einen Gang verbunden	4
3 (2)	Haarborsten kommen nur im II. bis V. Segment vor ... *Rhyacodrilus palustris* (Ditl.) 1904	
—	Haarborsten noch im XIX. und einigen weiteren Segmenten vorhanden ... *Rh. ekmani* Pig. 1928	
4 (2)	Samentaschen münden in der Seitenlinie	5
—	Samentaschen münden in der Linie der ventralen Borsten	6
5 (4)	Atrium lang, schlauchförmig, 3- bis 4mal geknickt. Bauchborsten gleichgabelig ... *Rh. altaianus* Mich. 1935	
—	Obere Zinke der ventralen Borsten länger als die untere ... *Rh. pleurotheca* (Benham) 1907	

6 (4) Gabelborsten in den dorsalen anteclitellialen Bündeln ohne Zwischenzähnchen ..... *Rh. sinicus* (Chen) 1940
— Echte Fächerborsten mit Zwischenzähnchen in den dorsalen Bündeln vor dem Gürtel vorhanden 7
7 (6) Ventrale Borsten in 6 bis 7 vorderen Segmenten meistens einfachspitzig ..... *Rh. lepnevae* Malevič 1949
— Ventrale Borsten immer zweizinkig 8
8 (7) Spermatheken im VIII., die Atrien im IX. (und X.) Segment vorhanden ..... *Rh. riabuschinskii* Mich. 1929
— Spermatheken im X., Atrien im XI. Segment vorhanden 9
9 (8) Beide Zinken der anteclitellialen Fächerborsten gleich lang ..... *Rh. punctatus* Hr. 1931
— Die Zinken verschieden lang, die obere länger als die untere 10
10 (9) Die distale Partie des männlichen Ausführapparates 2½- bis 3mal länger als die Atrialampulle ..... *Rh. subterraneus* n. sp.
— Die distale Partie des männlichen Ausführapparates nicht so lang wie bei *Rh. subterraneus* 11
11 (10) Prostatadrüsen vorhanden ..... *Rh. coccineus* (Vejd.) 1875
— Prostatadrüsen fehlen ..... *Rh. simplex* (Benham) 1904
12 (1) Penialborsten sichelförmig. Samentaschenporen in der Seitenlinie ..... *Rh. falciformis* Bret. 1901
— Penialborsten nicht sichelförmig. Samentaschenporen in der Linie der Bauchborsten 13
13 (12) Körper 8 bis 20 mm lang 0,4 mm breit, besteht von 40 bis 64 Segmenten ..... *Rh. stephensoni* Čern. 1942
— Körper 50 bis 65 mm lang, 1½ bis 4 mm breit, besteht von 110 bis 190 Segmenten 14
14 (13) Körper 55 bis 65 mm lang, 1⅓ mm breit, besteht von 140 bis 190 Segmenten ..... *Rh. korotneffi* (Mich.) 1905
— Körper 57 mm lang, 3½ bis 4 mm breit, besteht aus 110 Segmenten ..... *Rh. multispinus* (Mich.) 1905

Rhyacodrilus prostatus Knöllner 1935 gehört nicht zu dieser Gattung. Seine systematische Einreihung ist noch nicht geklärt.

Schrifttum

Die Arbeiten von Benham 1904, 1907, Bretscher 1901, Ditlevsen 1904, Michaelsen 1905, 1929 und Piguet 1928 sind in dem Literaturverzeichnis in meiner Arbeit über den Oligochaeten aus den Seen Ochrida und Prespa angeführt.

Chen, Y.: Taxonomy and faunal relations of the limnitic Oligochaeta of China. Contrib. biol. Lab. sci. Soc. of China, zool. ser. **14** (1940).

Černosvitov, L.: Oligochaeta from Tibet. Proc. zool. Soc., ser. B **111** (1942).

Hrabě, S.: Die Oligochaeten aus den Seen Ochrida und Prespa. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. **61** (1931).

Malevič, I.: K faune oligochet Teleckogo ozera. Trudy zool. instit. AN SSSR **7** (1949).

Michaelsen, W.: Oligochaeten aus den Seen des Zentral-Altai. Explorations des lacs de l'URSS **8** (1935).

Aus der Forschungsstelle für Limnologie
der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Jena-Lobeda
(Leiter: Dozent Dr. habil. Th. Schräder)

Scapholeberis microcephala (Lilljeborg Ms) G. O. Sars 1890 und *Alona karelica* Stenroos 1897 (Crustacea, Cladocera) in Norddeutschland gefunden

Von

Dietrich Flössner[1]

Mit 1 Abbildung

(Eingegangen am 24. Oktober 1962)

Scapholeberis microcephala (Lilljeborg MS) G. O. Sars ist bislang aus Nordeuropa (Sars 1890, Lilljeborg 1900) und aus Nordosteuropa (Novikov 1910, Vereščagin 1912, Korde 1926, Oparina-Charitonova 1925, Sidorov und Winberg 1928, Ocioszynska-Bankierowa 1934, Mäemets 1958) sowie aus den Niederlanden (Redeke und de Vos 1933) bekannt geworden. Keilhack (1909) und Wagler (1937) führen sie für die deutsche Cladocerenfauna nicht auf. Nach eingehenden Untersuchungen von Mäemets (1958) in Estland ist die Art acidophil und an Hochmoorgewässer und polyhumose Seen gebunden. Die Vorliebe für Torfgewässer wird auch von den anderen Autoren hervorgehoben.

Abb. 1. *Alona karelica* Stenroos. Postabdomen. Kleiner Boberowsee, 31. 7. 1962

Bei faunistisch-ökologischen Untersuchungen an litoralen Cladoceren fand ich am 31. 8. 1962 im Teufelsee bei Neuglobsow (Nordbrandenburg) 18 sich lebhaft parthenogenetisch fortpflanzende Weibchen der typischen Form von *Scapholeberis microcephala*. In ihrem Brutraum befanden sich 2 bis 4 Subitaneier bzw. Embryonen. Lilljeborg (1900) schreibt dagegen: „Im Frühjahr 6 bis 7, später nur 2 Eier bzw. Junge." Die Tiere hielten sich an einer eng umgrenzten Stelle im *Sphagnum*-Schwingrasen des Sees auf. An anderen Stellen des Sphagnetums und zwischen *Nuphar luteum* im See konnte die Art am 25. 9. 1962 und am 10. 10. 1962 nicht aufgefunden werden. Auch in zwei benachbarten Hochmoorseen blieb die Nachsuche bislang erfolglos. Die chemische Analyse des Seewassers ergab folgende Werte: *p*H-Wert 5,1—5,2; SBV 0,2; CaO 6 mg/l; MgO nicht nachweisbar; KH $d°$ 0,56; GH $d°$ 0,6.

Nach den bisher vorliegenden Nachweisen muß *Scapholeberis microcephala* zu den nördlichen Gletscherrand-Arten gezählt werden. Thienemann (1950) führt sie nicht mit in dieser Gruppe auf.

[1] Dipl.-Biol. Dietrich Flößner, Jena-Lobeda, Alte Landstraße 3.

Von der seltenen *Alona karelica* Stenroos fing ich je ein Weibchen am 23. 7. 1962 im Stechlinsee im Freiwasserraum des Röhrichts und am 31. 7. 1962 im Kleinen Boberowsee in einem dichten Bestand von *Myriophyllum verticillatum*. Beide Seen liegen ebenfalls bei Neuglobsow in Nordbrandenburg. Die beiden Exemplare stimmen in allen taxonomisch wichtigen Merkmalen mit dem Typus überein, weichen aber im Bau des Postabdomens geringfügig von den Tieren ab, die Stenroos (1897) und Herr (1917) abbilden. Der Dorsalrand des Postabdomens verläuft nicht gerade, sondern weist distal von der Afterfurche einen kleinen, aber deutlich ausgeprägten Absatz auf (Abb. 1). Die von Weigold (1910) in Sachsen gefundenen beiden Exemplare besaßen das gleiche Baumerkmal.

Alona karelica ist in Deutschland vielleicht weiter verbreitet als es nach den bisherigen Funden zu schließen den Anschein hat, wird aber wegen ihrer Seltenheit weniger gefangen.

Schrifttum

Herr, O.: Die Phyllopodenfauna der preußischen Oberlausitz und der benachbarten Gebiete. Abh. naturf. Ges. Görlitz **28** (1917) 1—162.

Keilhack, L.: Phyllopoda. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 10 (1909) 112 S. Jena.

Korde, N. V.: Gruppirovki Cladocera, Rotatoria i Turbellaria. In Korde, N. V., Lastočkin D. A. i dr.: Pribrežnye soobščestva Valdaiskogo ozera. Leningrad 1926.

Lilljeborg, W.: Cladocera Sueciae. Nova Acta reg. Soc. scient Upsal. Ser. 3, **19** (1900) 1—701.

Mäemets, A.: Süstemaatilis-Ökoloogilisi andmeid moningate huvitavate eesti vesikirbuliste (Cladocera) kohta. Eesti NSV teaduste Akadeemia toimetised. Biolog. seeria **4** (1958) 260—271.

Novikov, A. V.: K planktonu Zaural'skich ozer. Zapiski Uralskogo obšč. ljubit estestvoznanija **30** (1910).

Ocioszynska-Bankierowa, J.: Zur Morphologie, Systematik und geografischen Verbreitung der Cladoceren-Gattung *Scapholeberis* Schoedler. Ann. Mus. Zool. Polon **10** (1934) 305—325.

Oparina-Charitonova, N. Ja.: Materialy k fauna Cladocera Čerdynskogo kraja. Izv. biol. naučno-issl. inst. i Biol. stancii pri Pertskom gos. univ. **3** (1925).

Redeke, H. O., und A. P. C. de Vos: Beiträge zur Kenntnis der Fauna niederländischer oligotropher Gewässer. Int. Revue ges. Hydrobiol. **28** (1933) 1—45.

Sars, G. O.: Oversigt of Norges Crustaceer, II. Christiania Vidensk. Selskab. Forhandl. **1** (1890).

Siderob, K., i G. Vinberg: Issledovanija po uzmenčivosti *Scapholeberis mucronata* i *Scapholeberis microcephala* iz vodoemov v okrestnostjach Zvenigorodskoi gidrofiziologičeskoi stancii. Primenenie metodov fizičeskoi chimii k izučeniju biologii presnych vod. Trudy Zvenigorodskoi gidrofiziol. stancii Inst. eksperiment. biol. Ginza. 1928. Moskva.

Thienemann, A.: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Die Binnengewässer **18** (1950) 809 S. Stuttgart.

Vereščagin, G. Ju.: K planktonu oz. Velikogo, Novgorodskoi gub. Raboty laborat. zool. kabineta Imp. Varšavskogo univ. **2** (1912).

Wagler, E.: Klasse: Crustacea, Krebstiere. In: Die Tierwelt Mitteleuropas II. (1937) 224 S. Leipzig.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter Nr. 1342 des Presseamtes beim Vorsitzenden des Ministerrates der Deutschen Demokratischen Republik

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 73/63

Zoologischer Anzeiger

Band 170 April 1963 Heft 7-8

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel,
Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie

Über die Geomenotaxis einiger Insekten

Von

Silke Mehrens[1]

Mit 4 Abbildungen und 2 Tabellen

(Eingegangen am 25. November 1962)

Die Geomenotaxis ermöglicht ähnlich wie die Photomenotaxis (Lichtkompaßorientierung) den Tieren eine geradlinige Bewegung. Ohne optische Hilfsmittel ist eine solche für kriechende Insekten auf einer horizontalen Ebene nicht möglich, wohl aber durch geomenotaktisches Festhalten einer bestimmten Reizsituation auf einer geneigten Fläche. Die von Schneider (1961) und mir durchgeführten Versuche haben gezeigt, daß damit die Bedeutung der Geomenotaxis für die Orientierung der Tiere noch nicht erschöpft ist. Weiterhin spielt die Geomenotaxis bekanntlich für die Richtungsweisung der Bienen eine Rolle.

Die nächtlich aktiven Stabheuschrecken haben die Tendenz, an Gegenständen aufwärtszukriechen. Besonders auf drehbaren schiefen Ebenen kann man leicht nachweisen, daß sie die Kriechwinkel geomenotaktisch einhalten (vgl. Precht 1942). Auf schiefen Ebenen zeigt sich auch die Erscheinung der Schwerezugbegrenzung, die besagt, daß der eingeschlagene Kriechwinkel zur Horizontalen zumeist in einen Bereich fällt, der mit zunehmendem Neigungswinkel der Ebene immer enger wird und auf vertikal gestellten Ebenen mit der Senkrechten zusammenfällt (vgl. Crozier 1935, Precht 1942, 1944, Tabouret-Keller 1958; zum Problem der Perzeption des Schwerereizes vgl. Wendler 1961, Bässler 1962). Bei früher von Precht ausgeführten Versuchen krochen geblendete Stabheuschrecken, die mit der Hand in horizontaler Richtung auf eine schiefe Ebene gesetzt wurden, oftmals senkrecht aufwärts. Diese Bevorzugung einer Richtung gilt nach Schneider nicht für Tiere, die (auf einer horizontalen Ebene startend) selbst mit Tüllstoff bespannte Pappkegel besteigen. Es wurden auch auf diesen, wie durch eigene Versuche mit dem gleichen Tiermaterial bestätigt werden konnte, die Kriechwinkel zumeist innerhalb des durch die Schwerezugbegrenzung gegebenen Bereichs gewählt. An der Spitze der Kegel angekommen, tasteten die Stabheuschrecken mit den Vorderbeinen und Fühlern in der Luft herum. Auch beim sich anschließenden Abstieg hielten

[1] Silke Mehrens, Kiel, Hegewischstr. 3, Zoolog. Institut.

sich die Tiere im allgemeinen wieder an den durch die Schwerezugbegrenzung gegebenen Bereich.

Es ist bekannt, daß die Geotaxis ihr Vorzeichen ändern kann, z. B. bei den Basommatophoren, die an der Wasseroberfläche ihren Luftvorrat erneuert haben (vgl. PRECHT 1944). Es bleibt die Frage, ob man auch für sich geomenotaktisch orientierende Stabheuschrecken eine ähnliche Nomenklatur anwenden kann und von einem Umschlagen sprechen darf. Man könnte einwenden, daß die Situation, nicht weiterkriechen zu können, bei Insekten stets ein Umkehren bewirkt, z. B. auch an den Enden eines horizontal gehaltenen Stabes. Nach PRECHT und SCHNEIDER läßt aber die Tendenz, von der Spitze eines aufwärtsführenden Stabes oder Kegels herabzukriechen, deutlich verschiedene Stärkegrade erkennen, so daß der genannte Einwand nur bedingt stichhaltig sein dürfte. In Ergänzung zu den Versuchen von SCHNEIDER wurde untersucht, inwieweit eine Neuorientierung nach dem Erreichen der Kegelspitzen erfolgt, oder aber ein Zusammenhang zwischen den Aufstiegs- und Abstiegswinkeln besteht.

Als Versuchstiere verwandte ich Stabheuschrecken [*Dixippus (Carausius) morosus* Brunner] als nachtaktive Tiere und Blattkäfer (*Chrysomela fastuosa* Scop.) als tagaktive Insekten, für deren Nahrungserwerb die Vertikalrichtung eine besondere Bedeutung hat. Dies gilt nicht für die weiterhin verwandten Laufkäfer (*Pterostichus niger* Schall. und *P. coeruleseeus* L.). Die Stabheuschrecken entnahm ich einer Institutszucht, die anderen Tiere fing ich bei Kiel (Versuchszeit im Sommer). Alle Versuchstiere wurden durch Überziehen der Augen mit einer Lackkappe geblendet.

A. Versuche mit Stabheuschrecken

Die Versuchsausführung entsprach der von SCHNEIDER. Erwachsene Stabheuschrecken, die 12 bis 24 Std. vor den Versuchen gehungert hatten, bestiegen drei verschiedene, mit Tüllstoff bespannte Kegel (K_1: Höhe $h = 40{,}0$ cm, Neigungswinkel $\alpha = 78°$; K_2: $h = 37{,}8$ cm, $\alpha = 58°$; K_3: $h = 24{,}4$ cm, $\alpha = 43°$), die keine Kanten und Unebenheiten aufweisen durften, da die Tiere dazu neigen, an diesen entlangzukriechen. Die Messung der Kriechwinkel bei den Auf- und Abwärtsläufen, etwa 8 bis 12 cm unterhalb der Kegelspitze, die durch aufgezeichnete Horizontalkreise erleichtert wurde, ergab gegenüber den Befunden von SCHNEIDER, die mit 5 Kegeln arbeitete (vgl. ihre Abb. 1, bei der bei *a:* 140, bei *b:* 80, bei *c:* 192, bei *d:* 106 und bei *e:* 180 Läufe registriert wurden), keine neuen Gesichtspunkte. Auch bei meinen Versuchen führten die ersten Ansätze zum Abstieg nach dem Erreichen der Spitze meist nur ein kürzeres Stück nach unten.

In Abbildung 1 wurden die Abweichungen der Auf- und Abstiegswinkel aufeinanderfolgender Läufe eingezeichnet. Bei den steileren Kegeln K_1 und K_2 führten die Tiere stets Suchbewegungen in der Luft nach dem Erreichen der Spitze aus, jedoch nicht immer bei dem flachen Kegel K_3. Weil die Tiere dessen Spitze nicht als das Ende eines aufwärtsführenden Gegenstandes empfanden, liefen sie manchmal einfach über sie hinweg. Die meisten Läufe führten an der Spitze vorbei, oder die Tiere bestiegen nach Berührung den flachen Kegel überhaupt nicht. Es besteht also eine Tendenz, nur an deutlich aufwärtsführenden Gegenständen emporzukriechen. In der Natur soll das Tier auf einen Baum

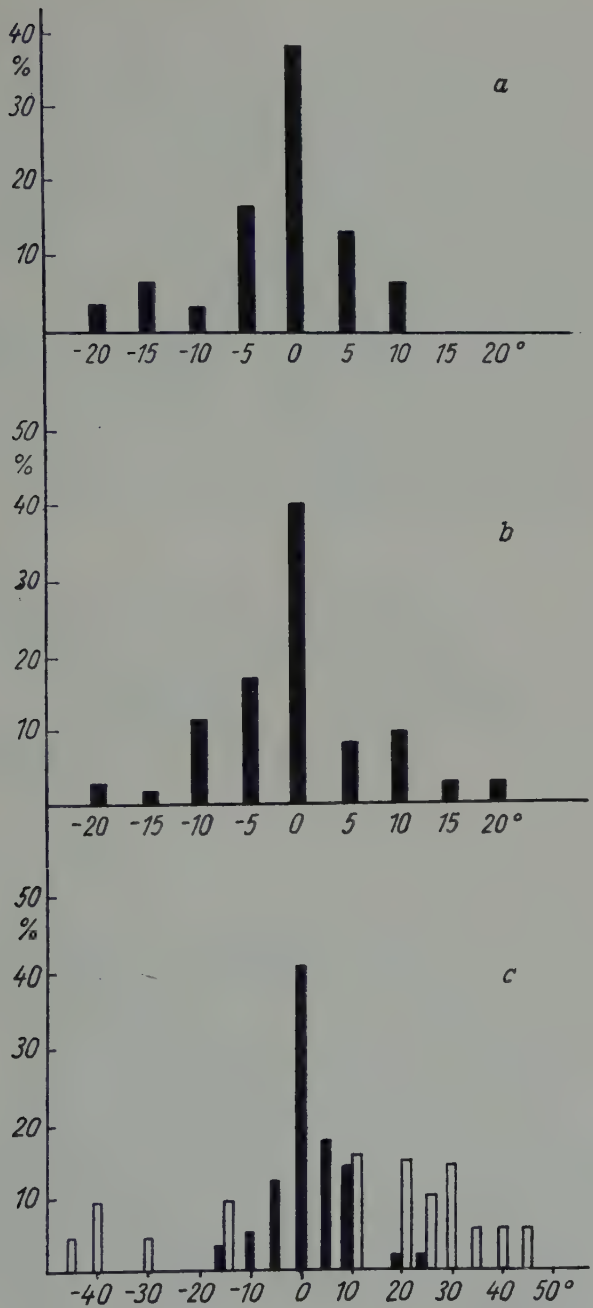


Abb. 1. Prozentuale Verteilung der Abweichungen der Abwärtsläufe von vorhergehenden Aufwärtsläufen bei Stabheuschrecken. 1: Kegel K_1, 60 Läufe; 2: K_2, 74 Läufe; 3: K_3, 34 Läufe mit Suchbewegungen an der Kegelspitze (schwarz) und 20 Läufe ohne Suchbewegungen (weiß). Zahl der untersuchten Tiere: 35. Bei den positiven Werten der Abszisse ist der Abstiegswinkel größer als der Aufstiegswinkel, bei den negativen kleiner

oder einen Strauch gelangen, ein flacher Erdhügel darf nicht zum Aufstieg verleiten.

Während bei den Kegeln K_1 und K_2 die Abstiegswinkel den Aufstiegswinkeln gut entsprechen, gilt dieses beim Kegel K_3 nur für die Läufe mit Suchbewegungen an der Spitze. Obgleich das Herumtasten in der Luft einige Zeit dauert, wird die Reizsituation des Aufstiegs im Gedächtnis behalten und auf den Abstieg übertragen. Bei den Läufen, bei denen die Spitze von K_3 nicht erreicht wird, erfolgt auch ein Abstieg nach dem anfänglichen Aufstieg, doch wird der Kriechwinkel hierbei zumeist willkürlich geändert. Dem Situationserlebnis an der Spitze kommt somit eine besondere Bedeutung zu.

Es wurde weiterhin untersucht, ob der Abstieg etwa nach einer bestimmten Wendung, die während der tastenden Suchbewegungen ausgeführt wird, erfolgt. Dies ist nicht der Fall. Bei 55 Läufen lag der Drehbetrag zwischen 0 und 180°, selten darüber. Die Drehung kann bei den Suchbewegungen links oder rechts herum erfolgen. Die Tiere bewegen sich beim Tasten verschieden weit um die Kegelspitze herum. Der Drehwinkel ist bei kurzdauernden Suchbewegungen meist kleiner als bei langanhaltenden.

Tabelle 1

Richtung der Spirale der Auf- und sich anschließenden Abwärtsläufe bei *Dixippus morosus*. *r* = rechtsgerichtete, *l* = linksgerichtete Spiralen; Auf = Aufwärts-, Ab = Abwärtsläufe

gleiche Richtung		geänderte Richtung	
Auf *r*, Ab *r*	Auf *l*, Ab *l*	Auf *r*, Ab *l*	Auf *l*, Ab *r*
15	21	19	10
36		29	

Beim Besteigen der Kegel führen die Stabheuschrecken einen Spirallauf aus, da sie einen bestimmten Kriechwinkel über eine längere Zeit geomenotaktisch festhalten. Die Spiralen sind entweder links- oder rechtsgewunden. Es erhebt sich die Frage, ob nach dem Umkehren an der Kegelspitze der Drehsinn des Aufstiegs beim folgenden Abstieg beibehalten wird. Tabelle 1 zeigt, daß keine Korrelation besteht. Dieses Ergebnis überrascht zunächst, doch deuten Untersuchungen anderer Autoren über die Photogeomenotaxis in eine ähnliche Richtung. Nicht nur Bienen, sondern auch andere Insekten können die Reizsituation der Photomenotaxis auf die Geomenotaxis übertragen (Birukow, Vowless, Jander 1960). Im Gegensatz zu den Ameisen, die vierdeutig vom Licht auf die Schwerkraft transponieren, geschieht dies bei manchen Käfern und Köcherfliegen zweideutig, bei den Bienen jedoch eindeutig, was eine Vorbedingung für ihre „Sprache" ist. Mehrere Reizsituationen können bei der Geomenotaxis sehr wohl als gleichwertig empfunden werden. Wird bei den Stabheuschrecken die Spiralrichtung geändert, so werden hangobere und hanguntere Extremitäten vertauscht, d. h., die zunächst auf der rechten Körperseite angrei-

fenden Schwerezüge greifen jetzt an der linken an und umgekehrt (vgl. PRECHT 1944). Da jedoch beim Abstieg beide Spiralrichtungen etwa gleich oft eingeschlagen werden, ist, wie schon CROZIER meint, nur die Differenz der auf beiden Seiten wirkenden Schwerezüge für die Beibehaltung der beim Aufstieg eingeschlagenen Kriechrichtung bestimmend.

Kommen wir jetzt zu der einleitend gestellten Frage zurück, wie die erwähnten Tendenzen zum Aufwärts- bzw. Abwärtskriechen mit der Geomenotaxis zusammenhängen. Eine für gewöhnlich bestehende Tendenz, nach aufwärts zu kriechen, ist schon daran ersichtlich, daß der flachere Kegel K_3 weniger regelmäßig bestiegen wird. Die Tendenz kann nach dem Situationserlebnis an der Spitze umschlagen, und zwar mehr oder weniger intensiv (vgl. PRECHT 1942, SCHNEIDER 1961). Innerhalb dieser Tendenzen werden die Läufe geomenotaktisch festgehalten, und zwar über die Kehrtwendung an der Spitze hinaus, wobei dann einem Aufwärtswinkel zwei Abwärtswinkel (Links- und Rechtsspirale) entsprechen. In Verbindung mit den Tendenzen wäre es für unser Versuchstier durchaus sinnvoll, entsprechend der positiven und negativen Geotaxis auch von einer positiven und negativen Geomenotaxis zu sprechen.

Gehen wir einmal von einer negativen Tendenz aus. Sie manifestiert sich bei geotaktisch reagierenden Tieren, z. B. Basommatophoren und Wasserinsekten, die zur Erneuerung ihres Gasvorrates gezwungen sind (vgl. PRECHT 1941, 1944), im Festhalten an einer Richtung, die die Tiere senkrecht nach oben führt. Auf einer schiefen Ebene kriechende, negativ geotaktische Tiere, nähern sich dieser senkrechten Richtung weitmöglichst an und halten unabhängig vom Neigungswinkel der Ebene einen Kriechwinkel von 90° ein. Tiere, wie z. B. Stabheuschrecken, die weniger zur Geotaxis neigen und sich zumeist geomenotaktisch orientieren, werden ebenfalls durch die negative Tendenz zur Nahrung auf Bäume und Sträucher geführt. Ist ein Strauch dürr, so schlägt die bei der Nahrungssuche für gewöhnlich bestehende negative Tendenz an den Astspitzen vorübergehend ins Positive um, bis ein anderer aufwärtsführender Ast erreicht wird. Auf diese Weise wird ein Strauchwerk sinnvoll abgesucht, bis bei ausbleibendem Erfolg schließlich eine stärkere, für längere Zeit wirkende positive Tendenz das Tier wieder auf den Boden führt. Während des Kriechens hält das Tier längere Zeit an einer bestimmten Richtung geomenotaktisch fest, sogar über das Umschlagen der Tendenz hinaus. Die Wahl dieser Richtung wird nur durch die erwähnte Schwerezugbegrenzung eingeschränkt, d. h., die negative bzw. positive Tendenz läßt es im allgemeinen nicht zu, daß das Reizungleichgewicht zwischen hangoberer und hangunterer Seite einen bestimmten Wert überschreitet. Bei anderen Tieren, wie den Bienen, welche die Geomenotaxis in ihrer Sprache benutzen, dürfte mit den erwähnten positiven und negativen Tendenzen auch die Erscheinung der Schwerezugbegrenzung fortfallen. Weitere Untersuchungen mit den verschiedensten Insektenarten müssen hierüber Aufschluß geben; über einige derartige Versuche wird in folgendem berichtet.

Im Freien werden natürlich zu den hier geschilderten Orientierungshilfen andere hinzukommen, wie z. B. die Kontaktführung beim Kriechen an den Zweigen und bei Tagtieren auch optische Hilfsmittel.

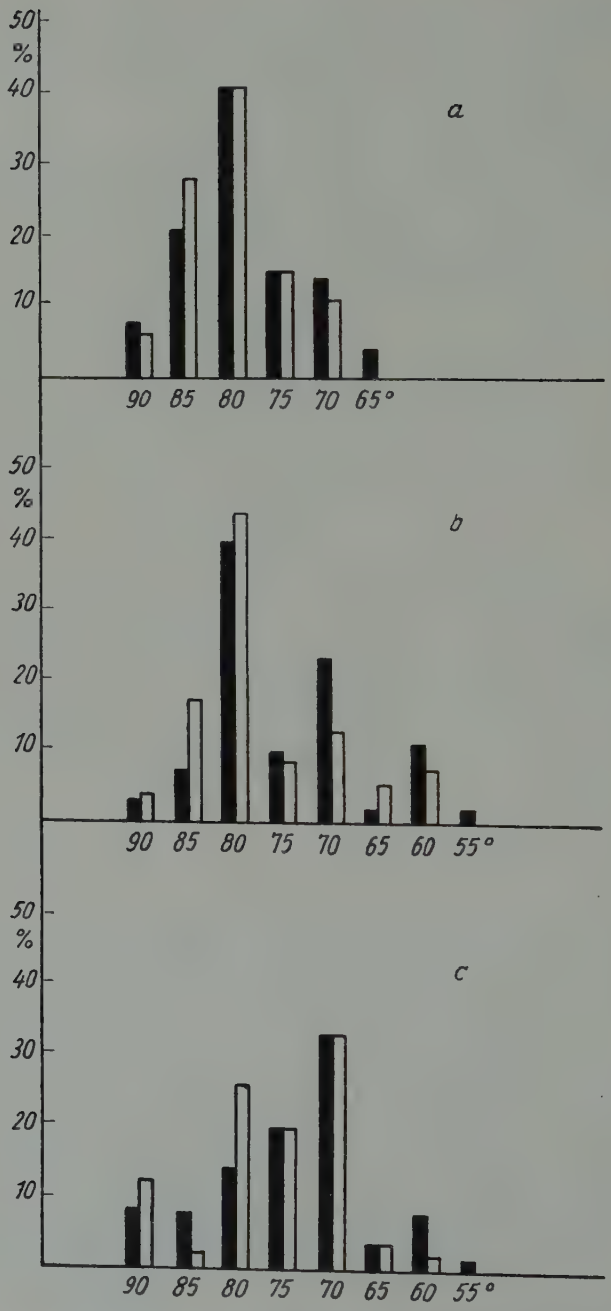


Abb. 2. Prozentuale Verteilung der Kriechwinkel in Abhängigkeit von der Neigung der Kegel bei *Chrysomela fastuosa*. Aufwärtsläufe schwarz, Abwärtsläufe weiß. 1: Kegel K_1 ($\alpha = 78°$), 54 Läufe; 2: K_2 ($\alpha = 58°$), 55 Läufe; 3: K_3 ($\alpha = 43°$), 49 Läufe. Anzahl der untersuchten Tiere: 15

B. Versuche mit Chrysomela fastuosa

Die Meßtechnik der Versuche mit Goldblattkäfern entsprach der bisherigen, doch hatten die wiederum mit Tüllstoff bespannten Kegel bei gleicher Neigung eine geringere Höhe (K_1: $h = 14{,}8$ cm, K_2: $h = 11{,}5$ cm, K_3: $h = 15{,}0$ cm). Die Käfer hatten vor den Versuchen eine Zeitlang gehungert und bestiegen wieder selbst von einer horizontalen Ebene aus die Kegel. Ihr Verhalten entsprach weitgehend dem der Stabheuschrecken. Aus Abbildung 2 ist die Verteilung der Auf- und Abstiegswinkel für die drei Kegel zu entnehmen. Der Mittelwert der Kriechwinkel für den Kegel K_1 beträgt: 79,1°, für K_2: 74,9, für K_3: 74.1. In einem weiteren Versuch wurde der Kegel K_2 über K_3 bzw. K_1 über K_2 gestülpt (vgl. SCHNEIDER, Abb. 3). Bei den Aufstiegen wird der Kriechwinkel beim Übergang von K_3 auf K_2 deutlich vergrößert, weniger merklich beim Übergang von K_2 auf K_1 (Abb. 3). Dies ist nach der Formel von CROZIER

$$\beta = k \cdot \log \sin \alpha$$

(α = Neigungswinkel, β ist nach PRECHT als Begrenzungswinkel für die

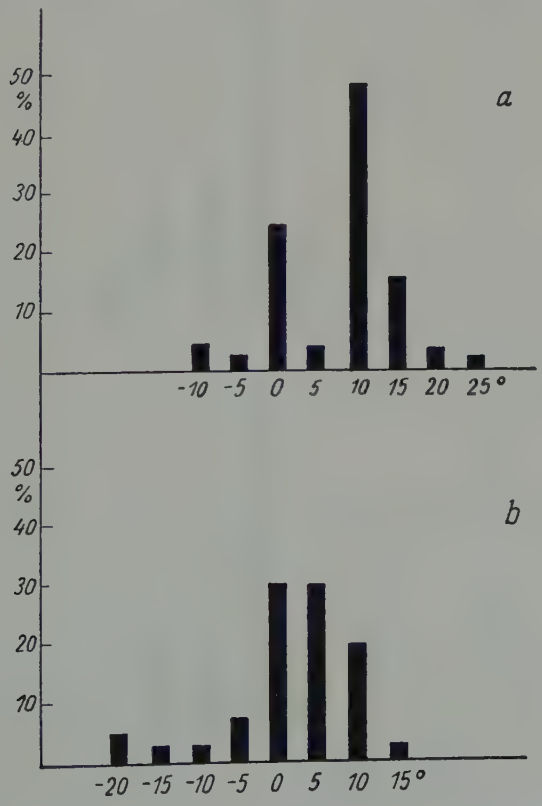


Abb. 3. Prozentuale Verteilung der Änderung des Kriechwinkels von *Chrysomela fastuosa* beim Übergang von K_3 auf K_2 (a), 49 Läufe, und von K_2 auf K_1 (b), 40 Läufe. Positive Abszissenwerte: Zunahme, negative Werte: Abnahme der Kriechwinkel

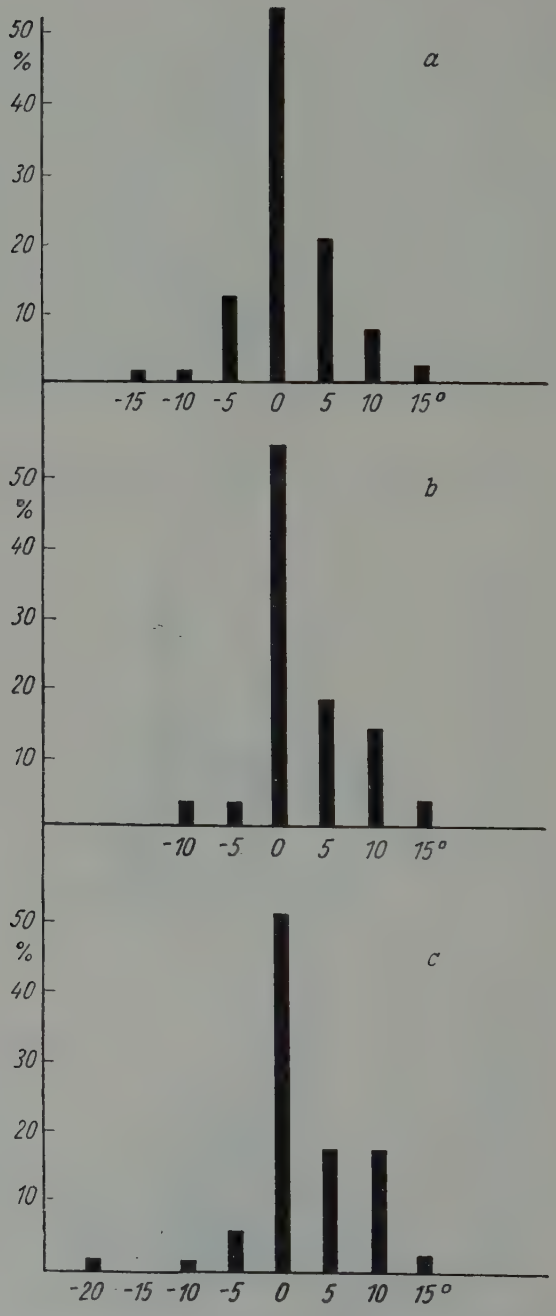


Abb. 4. Prozentuale Verteilung der Abweichungen der Abwärtsläufe von vorhergehenden Aufwärtsläufen bei *Chrysomela fastuosa*. Numerierung und Anzahl der Läufe wie bei Abb. 2. Positive und negative Werte wie bei Abb. 1

Schwerezugbegrenzung anzusehen, doch kann darunter auch ein Kriechwinkel verstanden werden) auch zu erwarten (log sin 58° — log sin 43° = 0,0946; log sin 78° — log sin 58° = 0,0620).

Abbildung 4 gibt die Häufigkeit der Abweichungen der Kriechwinkel jeweils eines Aufwärts- und des folgenden Abwärtslaufes wieder; die Übereinstimmung ist recht deutlich. Auch die Blattkäfer führten an der Kegelspitze Drehungen aus, die wiederum, je nach der Dauer der Suchbewegungen, 0 bis 180° betrugen. Wie bei den Stabheuschrecken wird der Winkel des Aufstiegs auch beim Abstieg festgehalten, ganz gleich, ob dies in Form einer Links- oder Rechtsspirale geschieht (Tab. 2). Es ergaben sich somit in allen Versuchen ähnliche Ergebnisse wie bei den Stabheuschrecken, doch nahm der flache Kegel K_3 nicht wie bei diesen eine Ausnahmestellung ein.

Tabelle 2

Richtung der Spirale der Auf- und sich anschließenden Abwärtsläufe bei *Chrysomela fastuosa*. Bezeichnungen wie bei Tabelle 1

gleiche Richtung		geänderte Richtung	
Auf *r*, Ab *r*	Auf *l*, Ab *l*	Auf *r*, Ab *l*	Auf *l*, Ab *r*
19	29	17	32
48		49	

Versuche mit einigen Cerambyciden wurden nicht fortgeführt, da diese Käfer nach Besteigen der Kegelspitze meist abflogen, wie dies auch für viele Coccinelliden bekannt ist.

C. Versuche mit Laufkäfern (*Pterostichus niger* und *P. coerulescens*)

Für diese Bodentiere war schon von vornherein bei den Kegelversuchen ein abweichendes Verhalten zu erwarten (es wurden die Kegel der *Dixippus*-Versuche verwandt).

P. niger bestieg die Kegel nur, wenn diese direkt in der Laufrichtung der Tiere standen, *P. coerulescens* wich auch dann noch den Kegeln aus. Es bestand keine Tendenz, an aufwärtsführenden Gegenständen hinaufzukriechen. *P. niger* bestieg die Kegel nie bis zur Spitze, sondern lief nur in verschiedener Höhe am Kegel waagerecht entlang und sehr bald wieder herunter.

Um wenigstens die Abwärtsläufe untersuchen zu können, wurden die Laufkäfer mit Hilfe eines Pappstreifens an die Kegelspitze gebracht, wo sie selbständig auf den Kegel überstiegen. *P. niger* lief sofort senkrecht hinunter, ganz gleich, welchen Kegel ich verwandte. Die Abweichung von der Senkrechten betrug nicht mehr als 2 bis 5° (Anzahl der Versuchstiere: 6, Zahl der Läufe: bei K_1 30, bei K_2 25, bei K_3 30). Auch bei den Abwärtsläufen von übereinandergestülpten Kegeln ergab sich keine Abweichung von der senkrechten Richtung. Es wurde somit eine positive Geotaxis ausgelöst, deren Kennzeichen es ist, daß

sie unabhängig vom Neigungswinkel der Kriechflächen stets zu senkrechten Läufen führt. Natürlich kann auch geomenotaktisch ein Kriechwinkel von 90° festgehalten werden, doch ist (biologisch und nicht so sehr funktionell betrachtet) zu unterscheiden zwischen einem geotaktisch reagierenden Tier, für das (wie bei der in Atemnot befindlichen Basommatophore) speziell die Vertikalrichtung für eine mehr oder weniger lange Zeit (bis zur Erreichung irgendwelcher Ziele) eine besondere biologische Bedeutung hat und möglichst weitgehend angestrebt wird, und andererseits einem sich geomenotaktisch orientierenden Tier, das von mehreren Kriechwinkeln innerhalb der Schwerezugbegrenzung zeitweilig einen solchen von 90° wählt.

Auch *P. coerulescens* wurde auf die gleiche Weise auf die Kegelspitzen gebracht. Die Tiere blieben oft an der Spitze sitzen oder liefen nur ein kurzes Stück senkrecht abwärts und gingen dann in einen Horizontallauf um den Kegel über. Das Laufen auf der schiefen Fläche bereitete den Tieren sichtbare Schwierigkeiten, so daß sie beim Versuch, herunterzulaufen, mehr herunterfielen (Anzahl der Versuchstiere: 8).

Zusammenfassend kann man feststellen, daß bei geblendeten *Dixippus morosus* und *Chrysomela fastuosa* negative und positive Tendenzen vorkommen, die sich nicht, wie üblich, in einer negativen und positiven Geotaxis äußern, sondern zu geomenotaktischen Läufen führen, deren Richtung über den Umkehrpunkt an den Kegelspitzen hinaus beibehalten wird, wobei dann allerdings ein Aufwärtswinkel zwei Kriechwinkeln des Abwärtslaufes entspricht. Man könnte bei diesen Tieren von einer negativen und positiven Geomenotaxis sprechen, obwohl diese Nomenklatur zunächst ungewöhnlich erscheint. Die erwähnten Tendenzen führen vermutlich zur Erscheinung der Schwerezugbegrenzung. Das Umschlagen der Tendenzen steht neben anderen Orientierungshilfen im Dienste der Nahrungssuche. — Völlig anders verhalten sich Carabiden bei den Kegelversuchen. Bei *Pterostichus niger* zeigte sich eine positive Geotaxis.

Schrifttum

Bässler, U.: Zum Einfluß von Schwerkraft und Licht auf die Ruhestellung der Stabheuschrecke (*Carausius morosus*). Z. f. Naturfschg. **17** b (1962) 477—480, vgl. auch **16** b (1961) 264—267.

Crozier, W. J.: Déterminisme et variabilité dans le comportement des organismes. Paris 1935.

Jander, R.: Menotaxis und Winkeltransponieren bei Köcherfliegen (Trichoptera). Z. vergl. Physiol. **43** (1960) 680—686.

Precht, H.: Über den Auf- und Abstieg bei der Luftatmung von Wasserinsekten. Zool. Anz. **133** (1941) 20—28.

— Das Taxisproblem in der Zoologie. Z. wiss. Zool. **156** (1942) 1—128.

— Experimentelle Untersuchungen über Geotaxis, Geomenotaxis u. Schwerezugbegrenzung. Z. wiss. Zool. **156** (1944) 332—364.

Schneider, J.: Über die Orientierung von Stabheuschrecken (*Dixippus morosus* Brunner). Zool. Anz. **167** (1961) 93—99.

Tabouret-Keller, A.: Le géotropisme de la chenille du saturnide *Automeris illustris* Walker. C. R. Soc. Biol. (Paris) **152** (1958) 822—825.

Wendler, G.: Die Regelung der Körperhaltung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*). Naturwiss. **48** (1961) 676—677.

Tarsonemiden-Studien I

Von

Ludwig Schaarschmidt[1]

Mit 7 Abbildungen

(Eingegangen am 21. Dezember 1962)

a) Neubeschreibung des Männchens von *Tarsonemus talpae* Schaarschmidt 1959 (Acari, Tarsonemidae)

In meiner im Jahre 1959 erschienenen Arbeit „Systematik und Ökologie der Tarsonemiden" beschrieb ich unter dem Namen *Tarsonemus talpae* das Weibchen einer neuen Milbenart, die mir in Maulwurfsnestern und in trockenem Schilf begegnet war. Das zugehörige Männchen konnte ich damals nicht finden. Im März 1962 sandte mir Herr Dipl.-Biol. Ewald Karl aus Aschersleben mehrere Milbenproben zu, wobei eine, die von Gartenerdbeeren stammte, neben Weibchen von *Tarsonemus talpae* auch die gesuchten Männchen der Art enthielt. Auf Vorschlag von Herrn Dipl.-Biol. Karl möchte ich hier dieses Männchen beschreiben.

Männchen von *Tarsonemus talpae* (Abb. 1 ventral, Abb. 2 dorsal, Abb. 3 Tibia und Tarsus des Beines I links ventral, Abb. 4 Bein IV links ven-

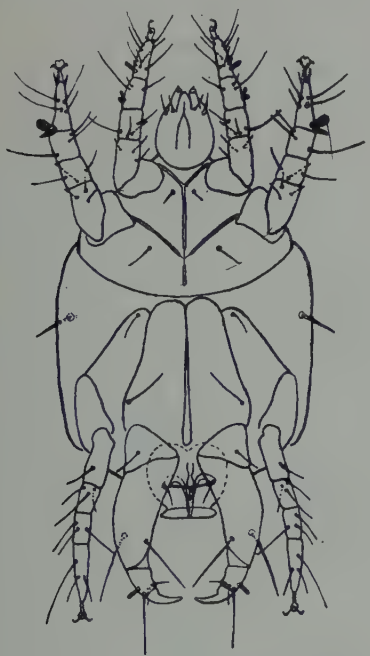


Abb. 1

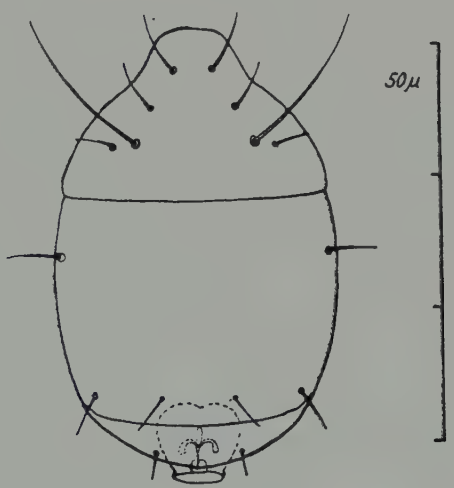


Abb. 2

Abb. 1. Männchen von *Tarsonemus talpae*, ventral
Abb. 2. Männchen von *Tarsonemus talpae*, dorsal

[1] Dr. Ludwig Schaarschmidt, Göppingen, Karl-Schurz-Str. 43.

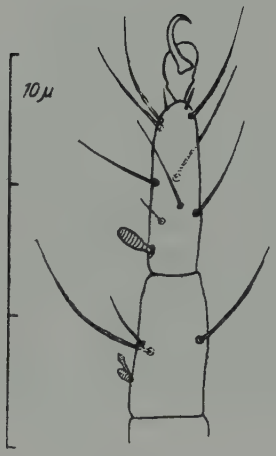


Abb. 3

Abb. 4

Abb. 3. Männchen von *Tarsonemus talpae,* Tibia und Tarsus d. Beines I links ventral
Abb. 4. Männchen von *Tarsonemus talpae,* Bein IV links ventral

tral). Länge 160 bis 170 µm, Breite 94 bis 99 µm. Körper gedrungen, in der Mitte am breitesten. Sternum I an der Stelle, wo sich ihm die Epimeren I nähern, unterbrochen oder stark verjüngt, so daß es zu keiner direkten Verbindung zwischen Sternum und Epimeren kommt. Setae coxales I und II in größerer Entfernung von ihren Epimeriten bzw. Epimeren stehend. Sternum II distal zwar verbreitert, aber nicht gegabelt. Im proximalen Teil ist es durch Bögen mit den Epimeren III und den Epimeriten III verbunden. Die Kralle am Tarsus I ist sichelförmig und ähnelt der des Weibchens. Sinneskolben des Tarsus I nahezu so lang wie das Glied breit ist und um seine Dicke von der Basis des Gliedes entfernt. Im proximalen Drittel der Tibia I finden sich nebeneinander zwei kleinere Sinneskolben von verschiedener Gestalt. Tarsus II mit einem sehr kräftigen Sinneskolben und einem Dorn an der Basis. Bein IV ohne hyaline Membran. Die beiden Endglieder sind zu einem Tibiotarsus verschmolzen, der über eine gut ausgebildete Gelenkhaut mit dem Femur verbunden ist.

Die Art ähnelt in manchem *Tarsonemus randsi* EWING 1939. Im Gegensatz zur Vergleichsart sind aber beide Geschlechter wesentlich kleiner. Beim Männchen unserer Art laufen die Epimeren I nicht in spitzem Winkel auf die Epimerenleiste II zu, sondern erstrecken sich annähernd parallel zu den Epimeriten I. Das Sternum II ist, wie bereits erwähnt, nicht gegabelt, und auf der

Dorsalseite stehen die Setae humerales internae in einer Linie mit den Setae dorsales.

Allotypoid in meiner Sammlung (Präparat Nr. 15).

b) Wiederbeschreibung der Art *Steneotarsonemus canestrinii* Massalongo 1897

Herr Dr. Buhr, Mühlhausen in Thüringen, sandte mir im Herbst 1959 Gallen von *Stipa capillata* mit der Bitte, die gallenerregenden Milben zu bestimmen. Ich konnte die Art *Steneotarsonemus canestrinii* ermitteln, die Massalongo bereits 1897 unter dem Namen *Tarsonemus canestrinii* beschrieben hatte. Diese Erstbeschreibung erfolgte allerdings nach Exemplaren von *Stipa pennata*. Herr Dr. Buhr berichtete jedoch, daß im Kyffhäusergebiet teilweise beide *Stipa*-Arten in Mischbeständen wachsen und daß beide die *Steneotarsonemus*-Gallen zeigen. Da ich nach Massalongos Zeichnungen (das Bein IV des Männchens ist recht genau wiedergegeben) die Milben von *Stipa capillata* einwandfrei als *Steneotarsonemus canestrinii* identifizieren konnte, sehe ich es als erwiesen an, daß auf beiden *Stipa*-Arten die gleiche Milbenart gallenerregend wirkt.

Da Zeichnungen und Beschreibung Massalongos nicht mehr unseren heutigen Kenntnissen über die Morphologie der Tarsonemiden entsprechen, halte ich eine Wiederbeschreibung der Art für erforderlich.

Weibchen (Abb. 5). Länge 280 bis 295 µm, Breite 100 bis 108 µm. Körpergestalt schlank, Gnathosoma in der Aufsicht annähernd kreisförmig erscheinend. Sternum I mit den Epimeriten I und den Epimeren I verbunden. Die Setae coxales I stehen dicht über den Epimeriten I, während die Setae coxales II dicht unter den Epimeren I inseriert sind. Ein Sternum II wurde nicht beobachtet. Haftlappen des Tibiotarsus I mit zwei ohrenförmigen Fortsätzen, Kralle stark reduziert. Auch die Krallen der anderen Extremitäten sind stark zurückgebildet. Am distalen Ende des Tibiotarsus I steht ein zapfenförmiger Sinneskolben, am proximalen Ende ein zapfenförmiger und ein keulenförmiger. Der Haftlappen des Tarsus II ist groß und am Ende verbreitert, während der Haftlappen des Tarsus III an der Basis eine Verbreiterung zeigt. Alle Borsten sind sehr dünn, manche neigen zur Rückbildung.

Männchen (Abb. 6 ventral, Abb. 7 dorsal). Länge 210 bis 220 µm, Breite 100 bis 110 µm. Körper breit, besonders im distalen Teile. Epimeren I abwärts gebogen und nicht mit dem Sternum I verbunden. Setae coxales I dicht unter den Epimeriten I stehend, Setae coxales II etwa in der Mitte der Coxalplatten II inseriert. Sternum II nicht gegabelt, nicht mit den Epimeren III und den Epimeriten III verbunden. Krallen an allen Gliedmaßen normal ausgebildet. Tarsus I und Tibia I mit je einem walzenförmigen Sinneskolben. Der Tarsus II trägt unter dem Sinneskolben einen spitzen Dorn. Ein ähnlicher, aber viel kräftigerer Dorn befindet sich am distalen Ende der Tibia III. Bein IV ist sehr kräftig ausgebildet. Der Tarsus mit seiner großen Kralle ist deutlich von der Tibia abgesetzt, die einen fadenförmigen Sinneskolben trägt. Das Femur zeigt auf seiner Innenseite eine breit-eiförmige hyaline Membran, an deren

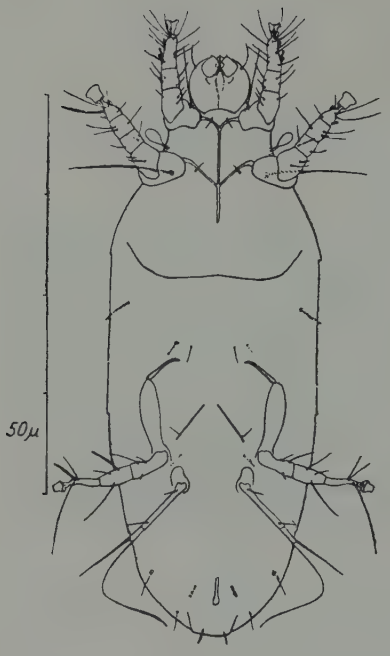


Abb. 5

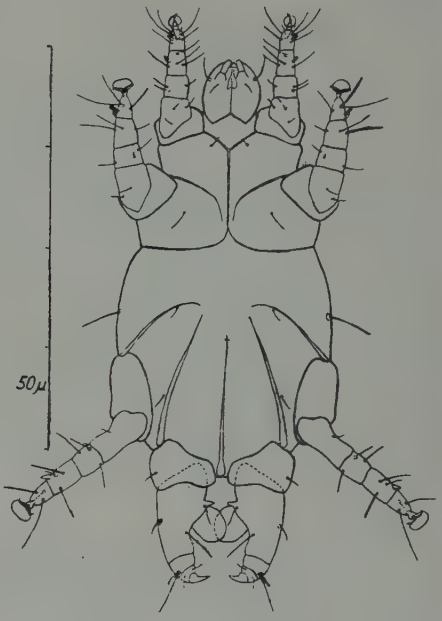


Abb. 6

Abb. 5. *Steneotarsonemus canestrinii*, Weibchen ventral
Abb. 6. *Steneotarsonemus canestrinii*, Männchen ventral

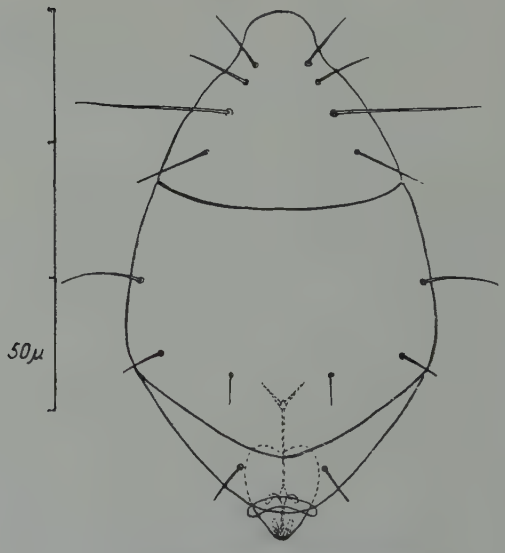


Abb. 7. *Steneotarsonemus canestrinii*, Männchen dorsal

Basis sich die Seta proxima und (ähnlich wie bei Steneotarsonemus spinosus) ein dornartiger Fortsatz befinden.

Vorkommen: Auf Blättern und Halmen von *Stipa pennata* und *Stipa capillata*, durch Saugen kleine, keulenförmige Gallen als Deformation der Epidermiszellen hervorrufend. Die Art ist möglicherweise identisch mit *Steneotarsonemus graminis* KRAMER 1886. Ein Nachweis dafür kann aber nicht erbracht werden, da KRAMERS Zeichnung und Beschreibung zu wenige Einzelheiten erkennen läßt.

Paratypoide in meiner Sammlung (Präparat Nr. 42).

Schrifttum

BEER, R. E.: A Revision of the Tarsonemidae of the Western Hemisphere (Order, Acarina). Univ. of Kansas. Science Bull. **36** (1954) Pt. II, Nr. 16.

MASSALONGO, C.: Intorno all' Acaro cecidio della „*Stipa pennata* L." casuto dal „*Tarsonemus canestrinii*". Nuovo Giorn. bot. Ital. N. S. Firenze. 4 (1897) 103—110.

SCHAARSCHMIDT, L.: Systematik und Ökologie der Tarsonemiden. In: STAMMER: Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina **1** (1959) (2), Leipzig.

Aus der Biologischen Zentralanstalt der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Kleinmachnow
(Direktor: Prof. Dr. A. HEY)

Systematische Untersuchung der Eviphididae Berlese, 1913 (Acarina, Parasitiformes) mit einer neuen Art aus Ackerböden

Von
WOLFGANG KARG[1]

Mit 13 Abbildungen

(Eingegangen am 28. November 1962)

Bei bodenbiologischen Untersuchungen landwirtschaftlich (KARG 1962 c) und forstwirtschaftlich genutzter Flächen sowie von Gewächshauserden wurden einige Acarina gefunden, die nach der Ausbildung ihrer Körperschilder in die Familie der Eviphididae BERLESE 1913 gehören. Die Arten ließen sich jedoch in keine der bestehenden Gattungen recht einordnen und entsprechen nicht den Gattungsdiagnosen von RYKE und MEYER (1957). Zwei Gattungen mußten neu aufgestellt werden. Die Diagnose für *Alliphis* HALBERT 1923 konnte nicht in der engen Begrenzung von RYKE und MEYER (1957) beibehalten werden. Bei den Untersuchungen habe ich die neuen Erkenntnisse von HIRSCHMANN (1959) über Gangmerkmale der Parasitiformes herangezogen. Das Hypostom wurde von HIRSCHMANN als artensammelndes Gangmerkmal erkannt. Aber

[1] Dr. rer. nat. W. Karg, Kleinmachnow, Leninallee 152.

auch die Form der Cheliceren gehört zu den gattungsdiagnostisch wichtigen Merkmalen. Für die Eviphididae hat sich weiterhin die Behaarung des Palptarsus als ein solches Gangmerkmal erwiesen. Strukturen, die bereits bei den Jugendstadien verschiedener Arten gemeinsam auftreten, haben in der Tat phylogenetische Bedeutung und sind zur Aufstellung von höheren systematischen Kategorien geeignet; denn diese Merkmale weisen auf eine weitläufige Verwandtschaft, auf eine zeitlich weiter zurückliegende, gemeinsame Abstammung hin.

Unter anderen wurde die von BERLESE (1903) beschriebene Art *Eviphis uropodinus* wiedergefunden. Die Untersuchung der Pedipalpentarsen und des Hypostoms ergab, daß die Art nicht in der Gattung *Eviphis* verbleiben kann. Die Gabel am Palptarsus besitzt drei Zinken. Die Eviphididae sind bisher zu den Familien mit zwei Zinken gestellt worden. Somit müßte *Eviphis uropodinus* sogar als eigene Familie abgetrennt werden. Die übrigen Merkmale der Art (Schildausbildung, Anordnung der Dorsalhaare, Cheliceren) weisen die Art jedoch zu den Eviphididae. Die Familiendiagnose der Eviphididae ist also dahingehend zu erweitern, daß auch Formen mit dreizinkiger Palpgabel eingeordnet werden können. HIRSCHMANN (1957) weist darauf hin, daß der Übergang vom 2-Zinker zum 3-Zinker in verschiedenen Gruppen wiederholt stattgefunden hat.

Evimirus novum genus

Genotypus: *Eviphis uropodinus* BERLESE 1903 (Abb. 1, 2 u. 8 c).

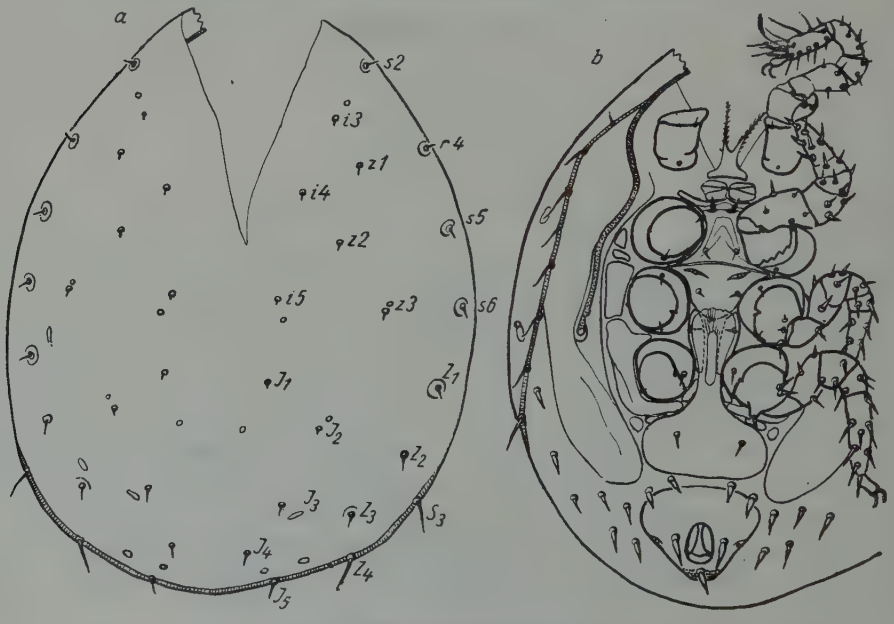


Abb. 1. *Evimirus uropodinus* (BERLESE 1903), Weibchen; a) dorsal, b) ventral (cranial lädiert)

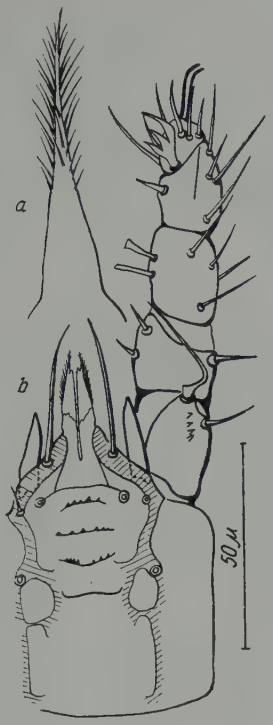


Abb. 2. *Evimirus uropodinus* (Berlese 1903), Weibchen; a) Tectum, b) Hypostom mit einem Pedipalpus

Diagnose: Gabel am Palptarsus 3zinkig, am Ende des Palptarsus 2 eng verbundene rutenähnliche Borsten, Hypostom mit 3 bezahnten Querleisten, Coxen der Beinpaare II bis IV der medialen Körperachse genähert, Tritosternum mit breiter, kurzer Basis.

Differentialdiagnose: Die zwei rutenähnlichen Borsten am Palptarsus, die schlanken Cheliceren sowie die hinter Coxae IV verlängerten Peritrematalia zeigen, daß die neue Gattung mit *Eviphis* verwandt ist. Mit der Gattung *Scarabaspis* Womersley 1956 hat sie nur das rutenähnliche Borstenpaar am Palptarsus gemeinsam (vgl. Evans 1957 b). Die Haare an Coxae I und II sind normal. Die 3zinkige Palpgabel, die weitgehend verwachsenen Pedipalpencoxen und die Stellung der Beincoxen unterscheiden *Evimirus* von diesen Gattungen.

Von den Gattungen *Pelethiphis* Berlese 1911, *Alliphis* Halbert 1923 und *Crassicheles* n. gen. (s. unten) steht sie weiter entfernt. Ihnen fehlt das rutenähnliche Borstenpaar am Palptarsus, die Peritrematalia hinter Coxae IV sind nicht entwickelt. Das Hypostom aller bisher untersuchten Formen trennt die Pedipalpencoxen bis auf einen schmalen caudalen Rand völlig. Hinter den Coxalhaaren folgen bei Nymphen und Adulten noch mehrere bezahnte und unbezahnte Querleisten, vgl. Abb. 6 a, 10 sowie Hirschmann (1959, Abb. 12 u.

56) und KARG (1962, S. 101). Eine Ausnahme bildet *Evimirus* n. gen. Hier sind die Pedipalpencoxen hinter den Coxalhaaren verwachsen. Von 7 bis 8 Querreihen sind nur noch 3 bezahnte und 2 unbezahnte übrig (Abb. 2 b). Sowohl diese Erscheinung als auch die Bildung einer dritten Zinke an der Gabel des Palptarsus zeigen, daß wir es mit einer abgeleiteten Form der Eviphididae zu tun haben. Die Anschauung wird noch durch die extreme caudale Ausdehnung der Peritrematalia und des Genitale sowie durch die eigenartige Coxenstellung unterstützt.

Alliphis HALBERT 1923

Alliphis-Arten werden sowohl in faulenden organischen Substanzen, in der Bodenkrume als auch auf koprophilen Käfern, besonders Scarabaeidae, gefunden. Die Beziehungen zu den Coleopteren beschränkt sich wohl auf eine Phoresie. Die parasitiformen Milben gelangen auf diese Weise zu neuen Nahrungsplätzen. *Alliphis siculus* z. B. erwies sich als nematophager Spezialist (KARG 1961, 1962 a). Die Coleopteren sind auch oft mit Nematoden behaftet, die den Milben als Nahrung dienen dürften. Die Cheliceren der verschiedenen *Alliphis*-Arten sind ähnlich gebaut. Es muß daher angenommen werden, daß die Ernährungsweise der Arten analog ist.

Bei bodenbiologischen Untersuchungen in Sachsen-Anhalt wurde eine neue Art aus der Familie der Eviphididae BERLESE 1913 gefunden. Die dorsale Behaarung, die Ventralschilder beim Weibchen, die Ausbildung des Tectums und des Hypostoms sowie die Behaarung des Palptarsus weisen die Art in die Gattung *Alliphis*. Doch sind einige Abweichungen vorhanden, die auf einen Übergang zur Gattung *Iphidozercon* (familia: Aceosejidae BAKER und WHARTON sensu EVANS 1957 a) hinweisen (siehe Diskussion von *Alliphis sculpturatus* n. spec.). Die Unterschiede der bisher beschriebenen Arten einschließlich der neuen Art seien in einer Bestimmungstabelle zusammengefaßt.

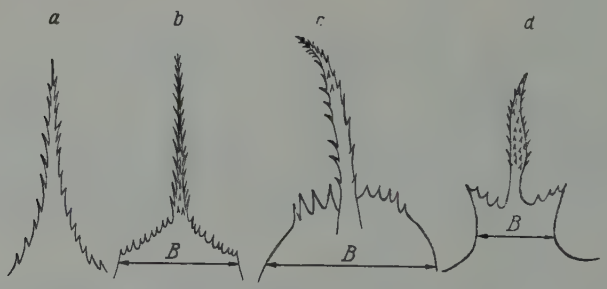


Abb. 3. Randfiguren des Tectums verschiedener *Alliphis*-Arten, *B* = Breite der Basis; a) *A. halleri* (nach BERLESE 1882—1892). b) *A. santosdiasi* (nach RYKE 1959), c) *A. ecansi* (nach RYKE u. MEYER 1957), d) *A. chirophorus* (nach WILLMANN 1955)

Bestimmungstabelle der *Alliphis*-Arten (Weibchen)

1. Tectum mit abgesetzter verbreiterter Basis und medialer Spitze (Abb. 3 b bis d) 2

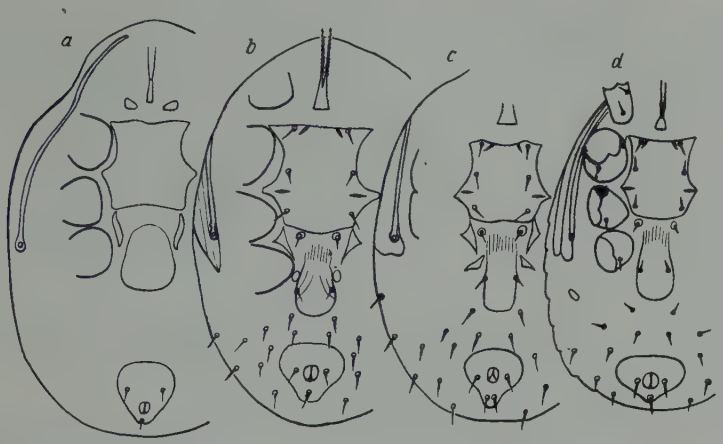


Abb. 4. Ventralflächen verschiedener *Alliphis*-Arten; a) *A. halleri* (nach Berlese 1882—1892), b) *A. santosdiasi* (nach Ryke 1959), c) *A. evansi* (nach Ryke u. Meyer 1957), d) *A. chirophorus* (nach Willmann 1955)

— Tectum ohne abgesetzte Basis, allmählich in eine gezähnte Spitze auslaufend, Anale länger als breit (Abb. 3 a u. 4 a), Dorsalhaare sehr klein, nur mit Immersion zu erkennen ..... *A. halleri* (S. u. R. Can., 1881)
(♀ 550 µm, Italien, Irland)

2. Die verbreiterte Basis des Tectums besitzt lateral hervorstehende Zähne (Abb. 3 d), Dorsalhaare normal 4

— Lateral hervorstehende Zähne fehlen, mediale Spitze kürzer als die doppelte Breite der Basis (Abb. 3 b u. 3 c, B = Breite der Basis), Anale etwa so lang wie breit 3

3. Dorsalschild oval, Peritrematalschilder caudal abgeschnitten (Abb. 4 c) .... *A. evansi* Ryke und Meyer 1957
(♀ 380×245 µm, Südafrika)

— Dorsalschild an den Schultern verbreitert, caudal verschmälert, Peritrematalia caudal zugespitzt (Abb. 4 b) ..... *A. santosdiasi* Ryke 1959
(♀ 375×240 µm, Südafrika)

4. Die mediale Spitze des Tectums ist dick und kürzer als die doppelte Breite (B. in Abb. 3 d) der Basis, Anale breiter als lang (Abb. 4 d) .... *A. chirophorus* Willmann 1956
(♀ 465×300 µm, Tschechoslowakei)

— Die mediale Spitze des Tectums ist so lang oder länger als die doppelte Breite der Basis, Anale ungefähr so lang wie breit 5

5. Dorsalschild eiförmig, mit 30 Paar kurzen, geraden Haaren, Netzstruktur, i1 ebenfalls kurze, nach vorn gerichtete Haare, Sternale etwa so breit wie lang (vgl. Karg 1962 b) ..... *A. siculus* (Oudemans 1905)
(♀ 390—500×220—290 µm, ganz Europa)

— Dorsalschild nach vorn und nach hinten verschmälert, Oberfläche skulpturiert, i1 kurze, dünne, durchsichtige Zipfel, die übrigen 28 dorsalen Haar-

paare gekrümmt (20—30 μm lang), Sternale sehr schmal (S1 – S3 = 2 × S1 bis S1), Metasternalia nur als Porenplättchen vorhanden (Abb. 5) .... *A. sculpturatus* n. spec.
(♀ 390—430×260 μm, Ackerböden in Sachsen/Anhalt, Deutschland)

Von einer weiteren Art ist die Deuto-Nymphe bekannt:
A. halberti Ryke und Meyer 1957 (Südafrika). Die Art unterscheidet sich von den übrigen Arten durch das auffallend lange Haarpaar s1 (etwa 2×i2).

Alliphis sculpturatus n. spec. (Abb. 5, 6, 7 u. 8 a)

Vorkommen: Ackerböden in Deutschland: Sachsen/Anhalt b. Halberstadt (Volksgut Mahndorf, lehmiger Kalkboden, Luzerne) und bei Halle (Zörbig, humuser Lehmboden, Kartoffeln, Weizen).

Gefunden wurden Weibchen und Deuto-Nymphen.

Holotypus, ♀ im Kartoffelacker bei Zörbig, 6. 10. 1960, in meiner Sammlung.

Abb. 5. *Alliphis sculpturatus* n. spec., Weibchen; a) dorsal, b) Rückenborste i4, c) ventral

Beschreibung

Weibchen: Idiosoma, 390 bis 430×260 μm, oval, Färbung braun; Dorsalschild skulpturiert, mit 30 Haarpaaren (Abb. 5 a), *r*1 auf dem ventral umgebogenen Vorderrand des Schildes, der mit den Peritrematalschildern ver-

wachsen ist (Abb. 5 c), Dorsalhaare kurz, gebogen (Abb. 5 b), *i*4 = 25 µm, *r*5 = 29 µm, *l*5 = 32 µm, *i*1 kurze dünne, durchsichtige Zipfel (10 µm lang); Peritremata reichen bis kurz vor *r*1, Peritrematalia caudal gerade abgeschnitten; Tritosternum kurz, breit, mit langen, behaarten Laciniae; das Sternale auffallend schlank, Länge : Breite = 3 : 2, Abstand S1 bis S3 = 2×S1 bis S1 (Abb. 5 c), Endopodalia von Bein II, III und IV frei, Metasternalhaarpaar ohne Schild, Metasternalporenpaar auf kleinen, gesonderten Plättchen; Genitale sehr schmal, Länge : Breite = 3 : 1, Genitalhaare im caudalen Drittel des Schildes; Inguinalia 2 schmale Stäbchen; ventral auf der Interscutalmembran des Opisthosoma 10 Paar Haare, die zwischen Genitale und Anale stehenden kürzer (13 µm) als die randständigen (20—23 µm); Anale etwa so lang wie breit, caudal mit breitem Cribrum. Tectum (Abb. 6 c) mit langer, schlanker Mittelspitze, etwas mehr als doppelt so lang wie die Breite der Basis, die in seitliche Spitzen ausläuft.

Hypostom (Abb. 6 a) mit 5 gezähnten Querreihen, einer zahnlosen distalen und zwei zahnlosen proximalen Abschlußleisten; inneres, mittleres Coxalhaarpaar doppelt so lang (28 µm) wie das äußere Haarpaar; Laciniae breite, cranial spitz zulaufende Lappen. Cheliceren (Abb. 8 a): Digitus fixus distal mit 2 großen, spitzen Zähnen, proximal mit einem kleinen Zahn; seitlich an der Einschlagtasche für die Endspitze des Digitus mobilis ebenfalls eine Zahnspitze; Digitus mobilis auf der Schneide zwei rückwärts gerichtete Fangzähne und ein seitlicher nach vorn gerichteter Zahn. Extremitäten kürzer als der Körper (*B*.I =

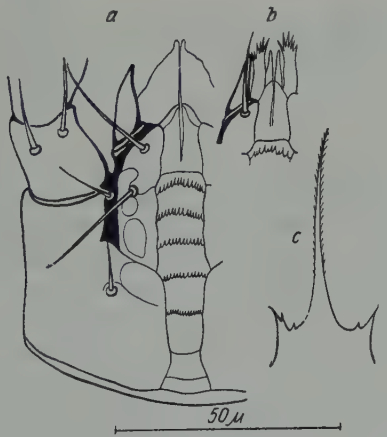


Abb. 6. *Alliphis sculpturatus* n. spec.: a) Hypostom des Weibchens, b) cranialer Teil des Hypostoms (Laciniae) bei der Deuto-Nymphe, c) Tectum des Weibchens

260 µm, *B*.II = 245 µm, *B*.III = 220 µm, *B*.IV = 260 µm), mit kurzen, dornartigen Haaren besetzt, alle Tarsen mit Klauen und Pulvillen.

Deuto-Nymphe (Abb. 7): Idiosoma, 325 bis 340×200 µm, oval, Färbung gelblich, Dorsalschild ähnlich wie beim Weibchen strukturiert und behaart, nur die Strukturleisten schmaler, mehr netzförmig; Ventralschild mit den

Endopodalia verwachsen, mit 4 Haarpaaren, lateral sowie cranial und caudal mit Strukturlinien; ventral auf der Interscutalmembran des Opisthosoma 10 kurze Haarpaare; Form des Tritosternums, des Tectums und der Cheliceren wie beim Weibchen. Am Hypostom der Deuto-Nymphe weicht die Ausbildung der Laciniae ab, die aus medialen, schmalen Zipfeln und lateralen mit Fransen endenden Lappen bestehen (Abb. 6 b).

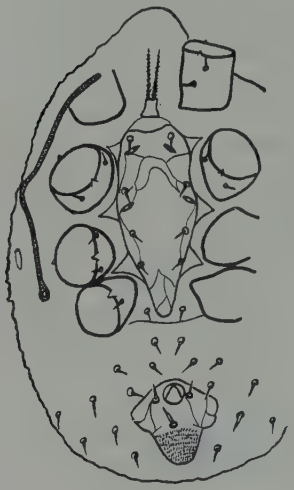


Abb. 7

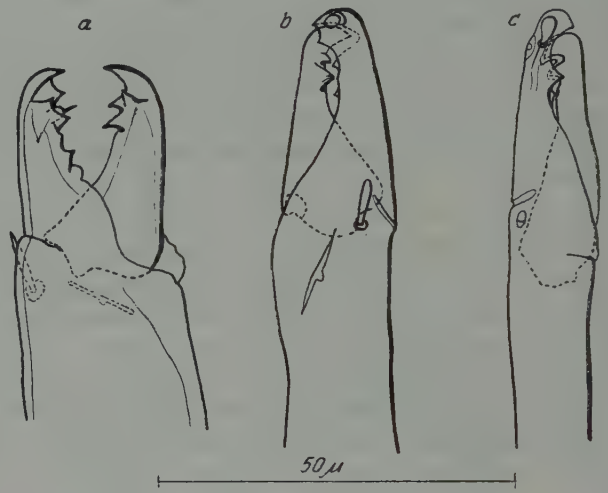


Abb. 8

Abb. 7. *Alliphis sculpturatus* n. spec.; Deuto-Nymphe, ventral

Abb. 8. Cheliceren verschiedener Eviphidenformen; a) *Alliphis sculpturatus* n. spec., b) *Eviphis ostrinus* (C. L. Koch 1840), c) *Evimirus uropodinus* (Berlese 1903)

Diskussion

Nach der Form des Tectums steht die neue Art *Alliphis siculus* (Oudemans 1905) am nächsten. Die Anordnung der Dorsal- und Ventralhaare stimmt überein. Auch in der Form des Tritosternums, des Anale und der Peritrematalia sind Ähnlichkeiten vorhanden. Körperform, Haarformen, Dorsalstrukturen, Chelicerenbezahnung, Ausbildung des Sternale und des Genitale weichen jedoch ab. Das schmale Sternale und Genitale sowie die reduzierten Metasternalschilder und die Bildung des Vertex weisen auf Beziehungen zur Gattung *Iphidozercon* hin. Die Genitalhaare sind allerdings in das Genitale einbezogen, stehen jedoch auf kleinen, seitlichen Ausbuchtungen des Schildes.

Crassicheles novum genus

Genotypus: *Eviphis concentricus* Oudemans 1904

Diagnose: Gabel am Palptarsus 2zinkig, sonst Palptarsus ohne spezielle Haarbildungen, Cheliceren sehr gedrungen und plump, Dorsalschild lateral mit auffälligen seitenparallelen Strukturlinien, Vertikalhaare *i*1 lang, Peritremata neben Coxae III mit gewelltem Innenrand. Hypostom mit 6 bezahnten und 2 unbezahnten proximalen Querleisten.

Differentialdiagnose: Im Boden eines 60- bis 70jährigen Eichenbestandes des Colbitzer Forstes (Deutschland, Sachsen/Anhalt) wurde die von Oudemans (1915) beschriebene Art *Eviphis concentricus* wiedergefunden. Oudemans meldet die Art aus Frankreich (Buré, Dept. Maurthe eb. Moselle). Sie wurde auf einer Diptere gefunden, *Crassicheles concentricus* ist also neu für Deutschland. Eine zweite ähnliche Art ist *Eviphis holsaticus* Willmann 1937 (Fundort: Schleswig-Holstein, Höhle im Kalkberg). Sie trat bei unseren Untersuchungen in einem Ackerboden bei Bärenrode, Harz, auf. Beide Arten haben charakteristische Merkmale gemeinsam. Die Merkmalskombination findet sich bei keiner bekannten *Eviphiden*-Gattung. Die für *Eviphis*, *Scarabaspis* und *Pelethiphis* charakteristischen Haarbildungen am Palptarsus fehlen. Die außerordentlich plumpen Cheliceren treten in keiner *Eviphiden*-Gattung auf (vgl. Abb. 8 u. 9). Die Cheliceren der *Eviphis*- und *Pelethiphis*-Arten sind schlank. Auch in der Gattung *Alliphis* und *Scarabaspis* sind sie nicht so gedrungen. Das Hypostom weicht ebenfalls von den übrigen untersuchten Formen ab (vgl. Abb. 2, 6 u. 10 sowie Hirschmann 1959 und Karg 1962 b, S. 101). Es war daher notwendig, *Eviphis holsaticus* und *E. concentricus* aus der Gattung *Eviphis* herauszunehmen und eine neue Gattung aufzustellen. Von *Crassicheles* n. gen. sind bisher nur die Deuto-Nymphen bekannt geworden. Die Differentialmerkmale der *Eviphiden*-Gattungen seien in der folgenden Bestimmungstabelle zusammengefaßt:

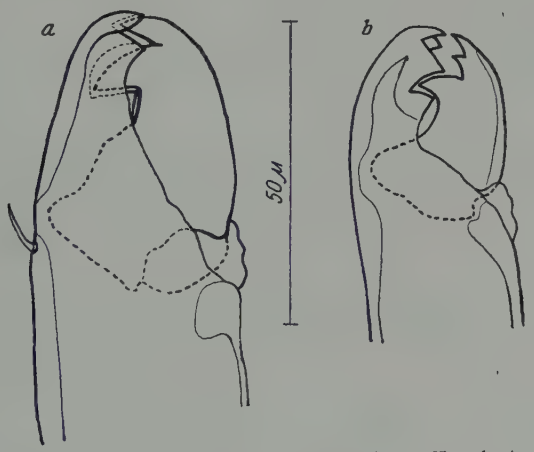


Abb. 9. Cheliceren von Arten der Gattung *Crassicheles* n. gen. (Deuto-Nymphen); a) *Crassicheles holsaticus* (Willmann 1937), b) *Crassicheles concentricus* (Oudemans 1904)

Bestimmungstabelle der Gattungen der Eviphididae Berlese 1913

1. Palptarsus mit ein Paar engverbundenen, rutenähnlichen Borsten am Ende (Abb. 2 b) 2
— Ohne ein Paar rutenähnlichen Borsten am Palptarsus 4

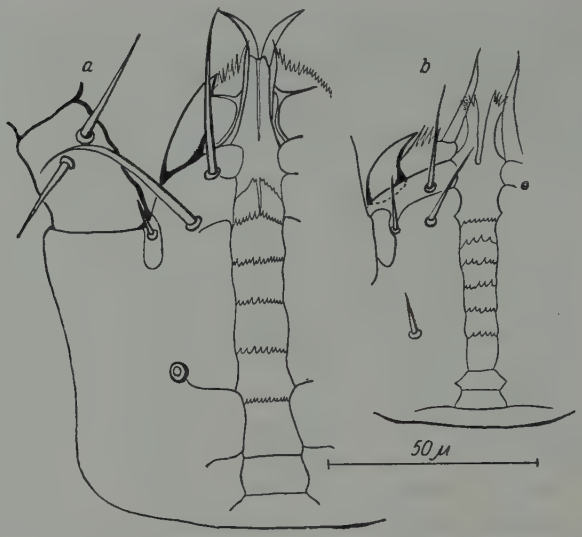


Abb. 10. Hypostome von Arten der Gattung *Crassicheles* n. gen. (Deuto-Nymphen); a) *Crassicheles holsaticus* (Willmann 1937), b) *Crassicheles concentricus* (Oudemans 1904)

2. Gabel am Palptarsus mit 3 Zinken, Hypostom mit 3 bezahnten Querleisten, die Coxenpaare lassen nur einen schmalen Raum für Sternale und Genitale frei (Abb. 1 u. 2) ..... *Evimirus* n. gen.
Genotypus: *Eviphis uropodinus* Berlese 1903

— Gabel am Palptarsus mit 2 Zinken, Hypostom mit mehr als 4 bezahnten Querleisten, Stellung der Coxen normal 3

3. Borsten auf Coxen I zu ovalen Gebilden geworden, Metasternalhaare auf der Interscutalmembran, Peritrematalia nicht hinter Coxae IV entwickelt .. .. *Scarabaspis* Womersley 1956
Genotypus: *Scarabaspis aspera* Womersley 1956 (= *Iphidozercon orientalis* Berlese 1921)

— Borsten auf Coxen I normal, Peritrematalia hinter Coxae IV stark entwikkelt, Metasternalschilder meist mit den Endopodalschildern verwachsen .. .. *Eviphis* Berlese 1903
Genotypus: *Eumaeus pyrobolus* C. L. Koch 1839

4. Palptarsus mit einer schlanken, sichelförmigen Borste (Abb. 11), dorsale Randhaare sehr lang, mediale Haare von verschiedener Länge .... *Pelethiphis* Berlese 1911
Genotypus: *Copriphis insignis* Berlese 1911

— Palptarsus normal behaart 5

5. Vertikalhaare i1 sehr kurze Dornen oder kurze, dünne Zipfel, übrige Dorsalhaare kurz, Dorsalstrukturen netzförmig oder fehlend (Abb. 3—7) .... *Alliphis* Halbert 1923
Genotypus: *Gamasus halleri* G. & R. Can. 1881

— Vertikalhaare *i*1 relativ lang, übrige Haare von normaler Länge, Dorsalschild lateral mit auffallenden, seitenparallelen Strukturlinien, Peritremata neben Coxae III mit gewelltem Innenrand (Abb. 10, 12, 13), Cheliceren sehr gedrungen und plump (Abb. 9) ..... *Crassicheles* n. gen.
Genotypus: *Eviphis concentricus* Oudemans 1904

Abb. 11. Palptarsus von *Pelethiphis vaneedeni* Ryke und Meyer 1957 (nach Ryke und Meyer 1957)

Crassicheles concentricus (Oudemans 1904)

Die Abbildungen von Oudemans (1915) sind zum Teil ungenau, und die Beschreibung ist unvollständig. Oudemans stand nur ein zerquetschtes Exemplar zur Verfügung. Ich gebe daher eine eingehende Beschreibung der Art.

Deuto-Nymphe (Abb. 12): Idiosoma, 350×260 µm, oval, Färbung braun; Dorsalschild lateral mit seitenparallelen Strukturlinien, medial mit netzförmiger Zeichnung, mit 30 meist mittellangen Haarpaaren, nur *r*1 sehr kurz (7,5 µm), auf dem ventral umgebogenen Vorderrand des Schildes stehend (Abb. 12 b); Vertikalhaare lang (29 µm), *i*4 = 45 µm, *I*1 = 40 µm; Haarpaar *I*1, *I*2 und *I*3 länger als der Abstand ihrer Basen, *I*3 = 45 µm, *I*5 = 32 µm, *s*7 = 42 µ; Peritrematalschilder nicht mit dem Dorsalschild verwachsen, Peritremata neben Coxae II endend, neben Coxae III mit gewelltem Innenrand; Sternale caudal spitz zulaufend, auf der ganzen Fläche netzförmig gezeichnet, die 4 Sternalhaare (18 µm) kürzer als die Dorsalhaare; Endopodalia von Coxae I/II als kleine Spitzen mit dem Sternale verwachsen, Endopodalia von Coxae II/III und III/IV frei, Anale rhombisch mit gerundeten Ecken; auf der Interscutalmembran des Opisthosoma 8 Haarpaare, craniale Haare kürzer (10 µm) als die caudalen Randhaare (20 µm).

Tectum (Abb. 13 a) mit breiter, leicht gewölbter Basis, auf der sich medial eine stärkere, bedornte Spitze mit Abzweigungen erhebt, und je zwei seitlichen, bäumchenartigen Spitzen; Mittelspitze (40 µm lang) etwas mehr als doppelt so lang wie die Seitenspitzen.

Hypostom mit 6 bezahnten Querleisten (je 4—8 Zähnchen) und 2 proximalen unbezahnten (Abb. 10 b); Laciniae bestehen aus breiten, gefransten Seitenteilen, auf denen sich lange, spitze Zipfel erheben, und schmalen, medialen, gefransten Lappen.

Cheliceren (Abb. 9 b) sehr kurz und plump mit äußerst kräftigem Digitus mobilis, der medial einen großen Zahn und davor einen kleinen Zahn trägt; Digitus fixus mit zwei großen Zähnen und einem kleinen Gabelzahn.

Extremitäten: Alle Beine kürzer als die Körperlänge, Bein I = 285 µm, Bein II = Bein III = 247 µm, Bein IV = 325 µm; Behaarung der Beine proximal kurz (12 µm), distal länger werdend (—31 µm).

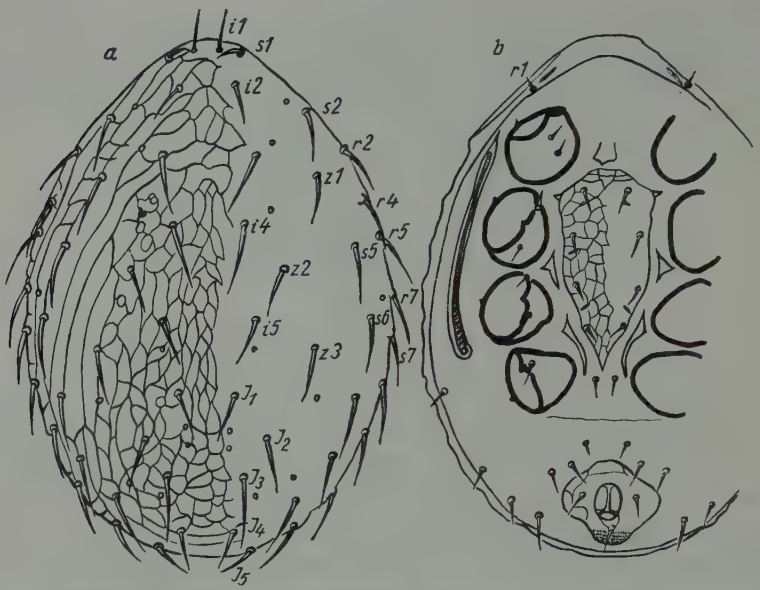


Abb. 12. *Crassicheles concentricus* (Oudemans 1904), Deuto-Nymphe; a) dorsal, b) ventral

Abb. 13. Randfiguren des Tectums von Arten der Gattung *Crassicheles* n. gen.; a) *Crassicheles concentricus* Oudemans, b) *Crassicheles holsaticus* Willmann

Crassicheles holsaticus (Willmann 1937)

Die Untersuchung am eigenen Exemplar ergab, daß auf dem Dorsalschild wie bei *C. concentricus* 30 Haarpaare stehen. Willmann gibt 28 Haarpaare an. *r*1 ist von ihm wahrscheinlich nicht dazu gerechnet worden, da es auf dem ventral umgebogenen Rand steht. *r*4 ist sehr schwer zu sehen, da es sich dem Schildrand anschmiegt. Das eigene Exemplar ist etwas kleiner, so daß sich eine Größenvariabilität von 470 bis 500×300 bis 335 µm ergibt.

Differentialmerkmale der beiden *Crassicheles*-Arten (Deuto-Nymphen):

Tectum allmählich in eine dünne, lange, fein bedornte Spitze auslaufend, die Haarpaare *I*1, *I*2, *I*3 kürzer als die Abstände ihrer Basen; Digitus mobilis der

Cheliceren mit einem großen Zahn (Abb. 9 a, 13 b) .....
..... *Crassicheles holsaticus* (Willmann 1937)
— Tectum mit breiter Basis und 5 bäumchenartigen Spitzen, Mittelspitze mehr als doppelt so lang wie die Seitenspitzen; Haarpaare *I*1, *I*2, *I*3 so lang oder länger als die Abstände ihrer Basen; Digitus mobilis der Cheliceren medial mit einem großen Zahn und einem kleinen Zahn davor (Abb. 9 b, 13 a) .....
..... *Crassicheles concentricus* (Oudemans 1904)

Schrifttum

Berlese, A.: Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Ordo Mesostigmata (Gamasides). Portici et Padua (1882—1892).
— Acari Nuovi I. u. II. Redia **1** (1903/1904) 235—257.
— Alcuni Acari Entomofili Nuovi, Redia **7** (1911) 183—186.
— Acari Nuovi, VII.—VIII. Redia **9** (1913) 77—111.
Evans, S. O.: An Introduction of the British Mesostigmata (Acarina) with keys to families and genera. J. Linn. Soc. Zool. Vol. **XLIII** (1957 a) 203—259.
— On the Genus Scarabaspis Womersley (Acarina, Mesostigmata). Ann. Mag. Nat. Hist. 13. Ser. Vol. **10** (1957 b) 409—416.
Halbert, I. N.: Notes on Acari with description of new species. J. Linn. Soc. Zool. **35** (1923) 364—376.
Hirschmann, W.: Acarologie, Gangsystematik der Parasitiformes, Teil 1: Rumpfbehaarung und Rückenflächen. Hirschmann-Verlag, Fürth (1957) 51 S.
— Gangsystematik der Parasitiformes, Teil 2: Mundwerkzeuge und Hypostombestimmungstafeln. Hirschmann-Verlag, Fürth (1959) 30 S.
Karg, W.: Ökologische Untersuchungen von edaphischen Gamasiden (Acarina, Parasitiformes) Teil I und II. Pedobiologia **1** (1961) 54—73, 77—98.
— Über die Beziehungen von edaphischen Raubmilben (U. O. Parasitiformes) zur Arthropoden- und Nematodenfauna des Bodens. Tagungsberichte Nr. **45** DAL Berlin (1962 a) 311—327.
— Zur Systematik und postembryonalen Entwicklung der Gamasiden (Acarina, Parasitiformes) landwirtschaftlich genutzter Böden. Mitt. Zool. Mus. Berlin **38** (1962 b) 23 bis 119.
— Untersuchung über die Veränderungen und Wechselbeziehungen der Mikroarthropoden in kartoffelnematodenverseuchten Flächen. Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzd. N. F. Berlin, **16** (1962 c) 187—195.
Koch, C. L. „C. M. A.": Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden, Regensburg, 1835—1844.
Oudemans, A. C.: Acariden von Borkum und Wangeroog. Abh. nat. Verein Bremen, Bd. **XVIII** (1903) 77—98.
— Acarologische Aanteeningen XIX. 4—12. Entom. Ber. **25**—**48** (1905—1909).
— Notizen über Acari, XXIII. Reihe. Arch. Nat. (A) 81, H. 1 (1915) 122—180.
Ryke, P. A. J., und M. K. P. Meyer: Eviphididae Berlese 1913 (Mesostigmata, Acarina) associated with south African Beetles. Ann. Mag. Nat. Hist., 12. Ser. Vol. **10** (1957) 593—618.
Ryke, P. A. J.: Some parasitoid Mites (Acarina, Mesostigmata, Parasitiformes). Coimbra Editora, Limitad (1959) 19 S.
Voigts, H., und A. C. Oudemans: Zur Kenntnis der Milbenfauna von Bremen. Abh. Nat. Verein Bremen **XVII** (1904) 199—252.
Willmann, C.: Die Milbenfauna der Segeberger Höhle. Schr. d. Naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein **22** (1937) 179—190.
— Milben aus dem Naturschutzgebiet auf dem Spieglitzer (Glatzer) Schneeberg. Ceskoslov. Parasit. **III** (1956) 211—243.

Form und Größe des Sacculus-Otolithen (Sagitta) der Gadidae

Von

Cl. F. Werner[1]

Mit 3 Abbildungen

(Eingegangen am 20. Dezember 1962)

Dank ihrer Härte sind die Otolithen der Knochenfische oft die einzigen Überreste ihrer Träger: als Fossilien (Koken u. a.), im Tiefenschlamm der Ozeane (Jensen) und im Magen oder Darm von Fische fressenden Räubern (Scott, Vauk). Spezifische Merkmale der Otolithen erlauben in diesen Fällen die Bestimmung der Species oder wenigstens der höheren taxonomischen Gruppe, wie vor allem Koken sehr schön gezeigt hat. Die Otolithen rezenter Fische sind aber noch zu wenig bekannt. Die wichtigste Voraussetzung zur Beurteilung ihrer besonderen Struktur und Form ist die Kenntnis ihrer Entstehung im Labyrinth und der Beziehung zu den Säckchen, Maculae und Randepithelien (Werner 1928).

Zur Feststellung der Fischnahrung, z. B. bei Möwen (Vauk), ist nicht nur die Art, sondern auch Größe und Alter der Individuen von Interesse. Die Zonen des jährlichen Ansatzes, die für die Altersbestimmung eine wichtige Rolle spielen, sind aber nicht bei allen Arten gleich gut erkennbar; und zur Bestimmung der Nahrungsmenge scheint mir auch weniger der Jahrgang als vielmehr die Größe der Individuen wichtig zu sein. Aus diesem Grunde muß die Frage nach der Korrelation zwischen der Größe der Otolithen und der Größe des Fisches gestellt werden. Unter Beschränkung auf den großen Sacculus-Otolithen („Sagitta") bringen manche Autoren Angaben über die Länge des Otolithen und des Fisches, meist nur von einzelnen Individuen, seltener von Reihen verschieden großer Individuen (Fryd, Scott, Sanz-Echeverria, Messtorff). Die vorliegende Untersuchung an Gadiden benutzt die nicht ausgewerteten Angaben dieser Autoren, dazu eigenes Material von *Gadus morrhua* Linné, *Melanogrammus aeglefinus* (Linné) = *Gadus aeglefinus, Merlangus merlangus* (Linné) und *Gadiculus argenteus* Guichenot. Ich erwähne die älteren Synonyme nicht nur mit Rücksicht auf die Literatur über Otolithen, sondern auch aus sachlichen Gründen, bes. bezüglich der alten Gattungen *Onos* Risso und *Gadus* (im weiteren Sinne).

Gehirn und Sinnesorgane bleiben im individuellen Wachstum und bei interspezifischer Vergrößerung bekanntlich zurück. Das allometrische Verhalten bei Fischen ist für Gehirn und Labyrinth von mir an *Raja*-Arten (1927), für Gehirn und Auge von Kramer (1954) an *Gadus morrhua* nachgewiesen worden. Es lag daher nahe, die Frage des unproportionierten Wachstums und der spezifischen Größenunterschiede auch für die Otolithen zu prüfen. Die geeignetste Methode ist die grafische Darstellung mit logarithmischen Koordinaten,

[1] Prof. Dr. Cl. F. Werner, Leipzig C 1, Kreuzstr. 4.

wie sie in der Allometrieforschung schon seit langem gebräuchlich ist (Lit. KRAMER sowie WERNER 1962). Meine ursprüngliche, nur zur Größenbestimmung unternommene Arbeit kann auch für diese Fragen Wert gewinnen.

Die 18 berücksichtigten Arten lassen sich zunächst in zwei Gruppen mit verschiedener spezifischer Länge der Otolithen sondern. Die Otolithen der ersten Gruppe, die der Unterfamilie der *Lotinae* angehört, messen nur 1,5 bis 2% der Körperlänge. Für *Molva dipterygia elongata* (OTTO) = *M. elongata* bringt SANZ-ECHEVERRIA (1935) 20 Individuen der Körperlängen 29 bis 115 cm. Für *Enchelyopus cimbrius* (LINNÉ) = *Onos cimbrius* SMITT gibt SCOTT 5 Messungen für die Körperlängen 16,5 bis 26 cm. Für *Ciliata mustela* (LINNÉ) = *Onos mustela* SMITT und für *Gaidropsarus mediterraneus* (LINNÉ) = *Onos tricirratus* oder *fuscus* SMITT liegen nur einzelne Werte vor. Durch alle 31 Werte dieser Gruppe („Onos-Molva-Gruppe") läßt sich eine Gerade legen (Abb. 1), die

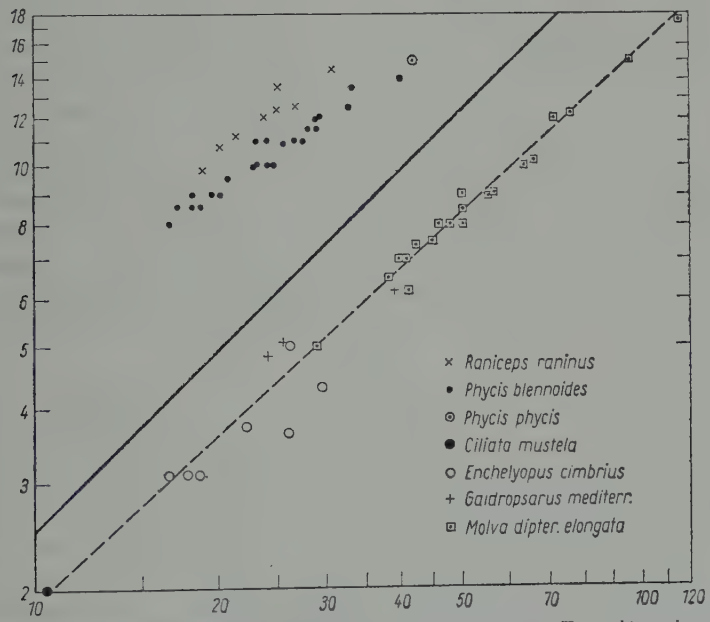


Abb. 1. Länge der Sacculus-Otolithen in mm (Ordinate) im Verhältnis zur Körperlänge in cm (Abszisse) bei einigen Lotinae. Die ausgezogene schräge Linie zwischen den Artengruppen entspricht dem Allometrie-Koeffizienten $\alpha = 1$, d. h. der Isometrie; die gebrochene Linie ist die hypothetische Allometriegerade der „*Onos-Molva*-Gruppe"

dem Allometrie-Koeffizienten von etwa 0,9 entspricht. Ihre Gültigkeit für *Molva* ist ziemlich sicher, aber für das dürftige Material der „*Onos*"-Arten nicht erweisbar; doch darf gesagt werden, daß die Länge der Otolithen in der ganzen Gruppe negativ-allometrisch zunimmt. Die Breite der Otolithen (Ausdehnung senkrecht zur Länge) ist ebenfalls gering. Sie nimmt bei der *Molva*-Art von 0,47 auf 0,34 der Länge ab, d. h., daß der Otolith mit dem Wachstum zugleich seine Form ändert. Die Breite variiert aber sehr und ist schwer meßbar, da der untere Rand eingebuchtet und der obere mit variablen Vorwölbungen und Einschnitten

versehen ist. Nach den Bildern von SANZ-ECHEVERRIA sind die Otolithen dieser ganzen Gruppe sehr schlank, und ihre geringe Länge ist nicht etwa Ausdruck einer relativen Verkürzung.

Die zweite Gruppe von Arten hat mit großem Abstand von der ersten weit längere Sacculus-Otolithen. Es ist bemerkenswert, daß dies zunächst für einige Arten der Unterfamilie Lotinae zutrifft. Die massigen Otolithen von *Phycis blennoides* (LINNÉ) = *Urophycis blennoides* sind mehr als doppelt so lang wie die der *Onos-Molva*-Gruppe: etwa 3,5 bis 5% der Körperlänge. Die 24 Werte von SANZ-ECHEVERRIA (1935, Tabelle p. 257) ergeben einen Punkteschwarm (Abb. 1, links oben), dem sich ein einzelner Wert von *Phycis phycis* (LINNÉ) = *Urophycis phycis* nach oben anschließt. Wenn man eine Allometriegerade durch den Punkteschwarm für beide Arten hindurchlegt, so entspricht diese einem Koeffizienten von nur 0,63. Aber es wäre auch denkbar, daß das Wachstum in Form einer leicht gekrümmten Kurve mit zunehmend flacherem Anstieg vor sich geht. Die Streuung ist ziemlich groß: auf die Otolithenlänge von etwa 11 mm fallen Körperlängen von 23 bis 27,5 cm. Man könnte also aus der Länge von isoliert aufgefundenen Otolithen die Körpergröße nur mit Berücksichtigung eines Fehlers von etwa ± 10% angeben. Bei *Phycis* macht die Form, soweit sie aus der Proportion Breite/Länge beurteilt werden kann, nur eine geringe Veränderung durch: die Breite nimmt (im Gegensatz zu *Molva*) etwas zu. Der Punkteschwarm von *Raniceps raninus* (LINNÉ) nach Zahlen von SCOTT in Abbildung 1 läßt erkennen, daß die Otolithen spezifisch länger sind und ihr Wachstum etwas größer ist als bei *Phycis*. Aber deutlich ist die Zusammengehörigkeit dieser Arten und ihr Abstand zur *Onos-Molva*-Gruppe. Manche Autoren (s. NIKOLSKI) bilden für *Raniceps* eine eigene Unterfamilie Ranicipitinae im Rahmen der Gadidae.

Für die Gattung *Gadus* im weiteren Sinne, also einen großen Teil der Gadinae, bieten die Zahlen von SCOTT ein relativ gutes Material, das durch Einzelwerte von FRYD und von SANZ-ECHEVERRIA und durch eigene Untersuchungen ergänzt werden kann. Die grafische Aufstellung in Abbildung 2, rechts, zeigt die Einheitlichkeit dieser Gruppe, jedenfalls für die 8 berücksichtigten Arten. Der Punkteschwarm zeigt bei Körperlängen über 20 cm ein allmähliches Absinken und kann somit nicht durch eine Allometriegerade erfaßt werden; grob geschätzt hat die mittlere Kurve anfangs einen Anstieg mit dem Koeffizienten etwa 0,78 und am Ende etwa 0,6. Einen ähnlichen Unterschied hatte laut SUWOROW (1958) schon SAMACHAJEW (1941) für den Dorsch mit dem Übergang bei 20 bis 30 cm Körperlänge festgestellt. Ungeachtet dieser Besonderheit liegt wie bei den Lotinae negative Allometrie vor.

Bezüglich der spezifischen Größe, auf die Körperlänge bezogen, kann man an diesem beschränkten Material von 40 Einzelwerten drei Gruppen unterscheiden: am oberen Rande des Punktefeldes liegt der Schellfisch *Melanogrammus aeglefinus* nach Zahlen von SCOTT, in der Mitte *Trisopterus luscus* (LINNÉ) = *Gadus luscus* nach Zahlen von SCOTT und SANZ-ECHEVERRIA; am unteren Rande liegen die kleinen Werte von *Trisopterus esmarkii* (NILSSON) = *G. esmarkii* und die darauffolgenden Werte des Dorsches *G. morrhua* LINNÉ, vor

allem nach Werten von SCOTT (über die relativ größeren Einzelwerte der 93 und 103 cm langen Individuen läßt sich noch kein Urteil fällen); die in Abbildung 2 mit gesonderten Signaturen versehenen Mittelwerte von FRYD konnten nicht sicher berechnet werden, da der Autor keine Einzelmaße, sondern nur die Grenzen von Bereichen angibt. Auf Grund einzelner Werte fügen sich ferner *Micromesistius poutassou* (RISSO) in die obere Reihe, *Trisopterus minutus* (LINNÉ) und *Pollachius pollachius* (LINNÉ) in die untere Reihe ein, und in den mittleren Bereich paßt *Gadiculus argenteus argenteus* GUICHENOT nach Werten von SCOTT und mir. Nachdem CHAINE und DUVERGIER (1927) drei Formen von *Trisopterus* (*luscus*, *minutus* und *minutus capelanus* RISSO) nach den Otolithen nur qualitativ unterschieden hatten, brachte SANZ-ECHEVERRIA vergleichende Messungen für die Körperlängen 16 bis 21 cm; danach fallen die Otolithen von *T. capelanus* (8,5 bis 9,8 mm) in den oberen, von *G. minutus* und *luscus* in den unteren Bereich des Punktefeldes von Abbildung 2. Innerhalb dieser Gattung

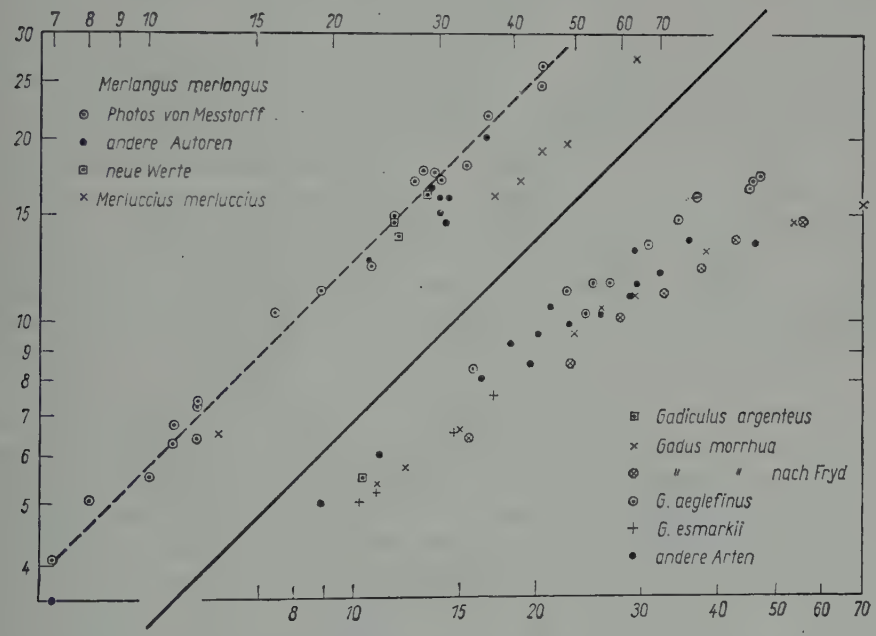


Abb. 2. Länge der Sacculus-Otolithen in mm (Ordinate) im Verhältnis zur Körperlänge in cm (Abszisse). Zur besseren Übersicht sind *Merlangus* und *Merluccius* mit verschobenen Abszissenwerten durch eine schräge Gerade ($\alpha = 1$) von den übrigen Arten getrennt. Gebrochene Linie: die hypothetische Isometriegerade für *Merlangus*

sind keine Unterschiede der spezifischen Länge erkennbar, während in anderen Fällen klare systematische Unterschiede vorliegen (Schellfisch—Dorsch). Fügt man die in Abbildung 1, links oben, dargestellten Werte in die Koordinatentafel der *Gadus*-Arten ein, so fällt der Punkteschwarm von *Phycis* in den mittleren Bereich der spezifischen Längen, während *Raniceps* teilweise noch etwas längere Otolithen als der Schellfisch aufweist.

Die Streuung scheint bei den Gadinae mindestens ebenso groß wie bei *Phycis* zu sein. Die relative Breite der schlanken Otolithen des Schellfisches (*M. aeglefinus*) bleibt etwa gleich (0,34—0,39 der Länge), die der sehr breiten Otolithen von *T. luscus* ebenfalls (0,49—0,5). Für *G. morrhua* ergibt die Berechnung nach den Zahlen von SCOTT dagegen eine Zunahme (0,38—0,5) im Gegensatz zu *Molva*. Das ontogenetische Verhalten der Form zeigt also recht große spezifische Unterschiede.

Unter den Gadiden verlangen zwei Formen eine gesonderte Betrachtung: die Gattung *Merluccius* RAFINESQUE mit der Art *M. merluccius* (LINNÉ) bildet eine eigene Unterfamilie (Merlucciinae); der Wittling *Merlangus merlangus* (LINNÉ) = *Odontogadus merlangus* (LINNÉ) weicht bezüglich der Otolithen noch stärker ab. Für beide Arten fügen sich die Otolithen kleiner Individuen bis etwa 15 cm Körperlänge zwar dem Punkteschwarm der bisher besprochenen Gadinae ziemlich gut ein, aber mit dem Längenwachstum der Fische nehmen auch die Otolithen viel stärker an Länge zu (Abb. 2, links oben), so daß ihre Meßpunkte sich nach oben aus dem Punktefeld entfernen. Die gemeinsame Aufstellung mit additiven Skalen sieht aus wie ein divergierendes Strahlenbündel.

Für *Merluccius merluccius* könnte, soweit die 6 Einzelwerte von SCOTT und FRYD dazu berechtigen, eine Allometriegerade mit dem Koeffizienten von etwa 0,9 angenommen werden. Für *Merlangus merlangus* aus der Nordsee ergeben sich Maße aus den Fotografien von MESSTORFF für 21 Otolithen (4,1 bis 26,4 mm lang) bei Körperlängen von 7 bis 44 cm. Den Meßpunkten fügen sich meine eigenen Otolithen von 13,7 bis 16,1 mm bei Körperlängen von 15,1 bis 28,6 cm ein, während die Werte von SCOTT und FRYD meist etwas kleiner sind, ohne damit das Resultat im ganzen zu beeinträchtigen. Es besagt, daß der Otolith mit der Körperlänge isometrisch wächst und sich dadurch von den Otolithen aller anderen untersuchten Gadiden unterscheidet.

Die relative Breite nimmt nach den Zahlen von SCOTT von 0,34 auf 0,25 der Länge ab. Diese Formänderung beruht im wesentlichen auf der Ausbildung eines Fortsatzes, der sich nach hinten verjüngt und mit knopfartiger Abrundung endet (Abb. 3). Nach MESSTORFFs Bildern ist er beim jüngsten Stadium, der Altersgruppe 0 (gefangen im August, also etwa im Alter von 5 Monaten), noch nicht vorhanden. Später, etwa bei Tieren von 25 cm Körperlänge, erscheint am dorsalen Rande, ungefähr am Anfang des Fortsatzes, eine mehr oder minder tiefe Kerbe, zu der sich bei den größten Tieren, so den beiden 44 cm langen Weibchen von MESSTORFF, weitere Kerben hinzugesellen. Bei einem meiner Otolithen (Abb. 3) ist statt dessen eine schwache Kerbe, aber zugleich eine tiefer liegende Öffnung vorhanden, d. h. eine tiefe, aber am Rande wieder geschlossene Kerbe. Der Fortsatz reicht, wie die Sektion des Formolpräparates zeigt, bis knapp an das hintere Ende des Sacculus, dieser fast an das hintere Ende seiner Knochengrube und diese nur auf wenige Millimeter an das Ende der Schädelbasis heran; bei gleichgroßen Dorschen sind diese Abstände durchweg viel größer.

Noch eindrucksvoller erscheint die kaudale Verlängerung des Sacculusotolithen beim Vergleich mit anderen Teilen des häutigen Labyrinthes. Die La-

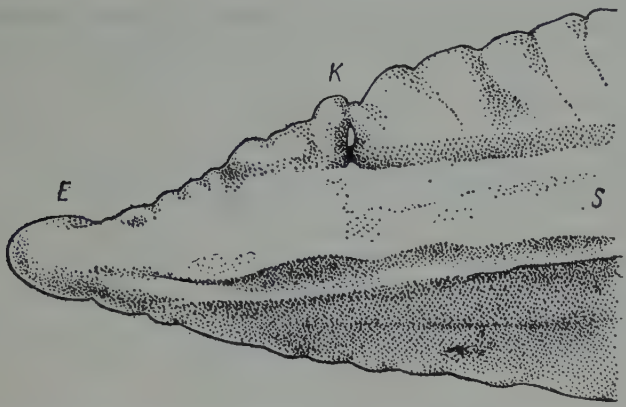


Abb. 3. Sacculus-Otolith von *Merlangus merlangus* (Linné), linker Otolith von der inneren Fläche, hinteres Ende mit Forsatz und dem Loch nahe dem dorsalen Rande, *E* = Endknopf, *K* = Kerbe, *S* = Sulkus. Vergr. etwa 13mal

gena behält ihre Lage zum Utriculus und zur hinteren Ampulle bei, während der Sacculus sich unter ihr nach hinten verlängert. Die Lagena liegt bei den Fischen ursprünglich am hinteren Ende des Sacculus; aber schon beim Dorsch, noch mehr bei *Merluccius* und noch mehr bei *Merlangus* erscheint sie auf dessen dorsale Region gerückt, so daß nicht mehr die Lagena, sondern der Sacculus samt Otolith das hintere Ende des Labyrinthes einnimmt. Die Konsequenzen, die sich für die Form der Lagena und ihren Otolithen ergeben, habe ich eingehend für den Dorsch beschrieben (1928) und später allgemein dargelegt (1960). Es genügt hier zu sagen, daß die Form, Größe und Wachstumsrate der Otolithen sich bei Berücksichtigung dieser Zusammenhänge besser beurteilen lassen.

Zusammenfassung

1. Die spezifische Form, Größe und Wachstumsrate der Sacculus-Otolithen zeigen bei Gadiden systematische Unterschiede und berechtigen ihrerseits zu taxonomischen Folgerungen. Aus dem Verhalten von *Phycis* und *Raniceps* kann auf deren Sonderstellung innerhalb der Lotinae, aus dem Verhalten von *Merlangus merlangus* auf eine größere Distanz von den anderen Gadinae gefolgert werden.

2. Die Länge isoliert aufgefundener Sacculus-Otolithen erlaubt im Fehlerbereich von etwa $\pm 10\%$ einen Schluß auf die Größe (Körperlänge) ihrer Träger, z. B. bei der Nahrungsanalyse.

3. Die Otolithen wachsen ontogenetisch meist langsamer als die Körperlänge. Die Ausnahme bei *Merlangus* läßt sich durch eine spezifische Formänderung erklären. Die allometrische Größenänderung kann in einigen Fällen durch eine Gerade dargestellt werden, in anderen aber nicht. Interspezifische Übergänge von kleineren in größere Arten erscheinen in einigen Fällen annehmbar: *Trisopterus esmarkii* → *Gadus morrhua* und *Onos*arten → *Molva*.

4. Es wird auf die Beziehung des Otolithen zu seiner unmittelbaren Umgebung, d. h. zum Labyrinth und zu den Schädelknochen hingewiesen.

Schrifttum

Chaine et Duvergier: Distinction des Gadus capelanus, minutus et luscus par leur sagitta. Compt. rend. Acad. Sci. Paris **184** (1927) 977–978.

Deckert, K.: „Fische" in der Exkursionsfauna von Deutschland, herausgegeben von Stresemann, **3** (1961) 2. Aufl., Berlin, VE-Verlag Volk u. Wissen.

Fryd, Carlos: Die Otolithen der Fische in Bezug auf ihre Bedeutung für Systematik und Altersbestimmung. Diss. Kiel 1901.

Jensen, A. S.: Otoliths of the Gadus species deposited in the Polar deep. Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser, Serie Fisheri **1** (1905) Nr. 7, p. 1–9. København.

Koken, E.: Über Fischotolithen, insbes. über diejenigen der norddeutschen Oligocän-Ablagerungen. Z. Deutsch. geol. Ges. **36** (1884) 500–565.

Kramer, G. (Mitarbeit G. Huhn): Über Proportionsänderungen im Laufe des Wachstums nach Eintritt der Geschlechtsreife beim Dorsch (*Gadus morrhua* L.). Zool. Jb. (Physiologie) **65** (1954) 1–8.

Messtorff, J.: Untersuchungen über die Biologie des Wittlings (*Merlangius merlangus* L.) in der Nordsee. Diss. Hamburg 1958.

Nikolski, G. W.: Spezielle Fischkunde. Übersetzung aus dem Russ. (1957), Berlin, VEB Deutscher Verlag der Wiss.

Samachajew, D.: Zur Methode der Wachstumsberechnung nach Otolithen beim Dorsch (russ.). Zool. Journ. 20, Heft 2 (1941), zit. nach Suworow.

Sanz-Echeverria, Josefa: Investigaciones sobre otolitos de peces de Melilla. Bol. Real. Soc. Española de Hist. Nat **29** (1929) 71–80; Otolitos de los peces gadiformes de España, ibidem **35** (1935) 245–274.

Scott, Th.: Observations of the otoliths of some teleostean fishes, 24th Ann. Report Fish. Board Scotland, Pt. **3** (1906) 48–83.

Svetovidov, A. N.: Gadiforme Fische, in der Fauna der UdSSR (russ.). Bd. **IX**. Teil 4 (1948). Moskau u. Leningrad, Verlag der Akad. Wiss. UdSSR.

Suworow, J. K.: Allgemeine Fischkunde. Übersetzung aus dem Russ. (2. Aufl. 1948), Berlin (1959), VEB Deutscher Verlag der Wiss.

Vauk, G.: Fischotolithen, ein wichtiges Hilfsmittel zur Nahrungsanalyse bei Lariden. Zool. Anz. **167** (1962) 391–394.

Werner, Cl. F.: Wachstum und Formvariation des Labyrinthes in ihrem Verhältnis zu Gehirn und Schädel bei Rochen (*Raja batis* und *Raja clavata*). Anat. Anz. **63** (1927) 225–237; Studien über die Otolithen der Knochenfische. Z. wiss. Zool. **131** (1928) 502–587; Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen, Beispiel für eine vergleichende Morphologie der Lagebeziehungen. Leipzig 1960, VEB Georg Thieme; Allometrische Größenunterschiede und die Wechselbeziehung der Organe (Untersuchungen am Kopf der Vögel). Acta anat. Basel **50** (1962) 135–157.

Aus der Ornithologischen Abteilung des Museums Alexander Koenig in Bonn
(Leitung: Professor Dr. G. Niethammer)

Die Verbreitung des Rotschenkels, *Tringa totanus* (L.)

9. Mitteilung: Zug in Finnland, Kola-Halbinsel und am Weissen Meer sowie Zug und Winterquartiere in Dänemark heimischer und durchziehender Rotschenkel[1]

Von

Walther Thiede[2]

Mit 4 Abbildungen und 1 Diagramm

(Eingegangen am 12. November 1962)

Vorliegende Arbeit ist Teil einer umfassenden Monographie über Verbreitung und Zug des Rotschenkels [*Tringa totanus* (L.)] in der Alten Welt. Sie behandelt Zug und Winterquartiere der in den östlichen und südwestlichen Randteilen Nordeuropas heimischen oder durchziehenden Rotschenkel und rundet damit das Bild des Rotschenkelzuges in Nordeuropa und von und nach Nordeuropa ab, soweit die bisherigen Beobachtungen ausreichen.

Zug in Finnland

Frühjahrszug. In der Regel treffen die Rotschenkel an ihren südfinnischen Brutplätzen (Küste) frühestens in der dritten Aprildekade oder Anfang Mai ein:

1. Esbo-Schären westl. Helsingfors 1. 5. 1933 von 3 Nistplätzen auf 1 1 Rotsch.; 10. 5. 1936 angekommen; 21. 4. 1937 auf 5 Nistschären 1 R., 1. 5. auf diesen keiner, 5. 5. auf diesen 2 Exemplare, am 10. 5. alle angekommen; 24. 4. 1938 auf 20 Nistschären nur 1 R. gesehen; 27. 4. 1940 1 R., 1. 5. etwa die Hälfte da (Bergman an v. Haartman, in litt.).
2. Åland 19. 4. 1924, 23. 4. 1926, 28. 4. 1927, 29. 4. 1928, 3. 5. 1930 Erst-Ankunft (Snellman 1933).
3. Viborg-Gegend (60.42 N, 28.42 E) 22. 4. 1934 1 ziehendes Exemplar bei Porkansaari; 23. 4. 1934 3 ziehende Exemplare bei Huutokallio; 30. 4. 1934 10 ziehende Exemplare bei Käremäki (B 303).
4. Lemsjöholm bei Åbo 11. 4. 1939 1 rastendes Exemplar. Überraschend früh! 24. 4. 1940 1 ziehender R. gehört, 25. 4. 1 R. da, 30. 4. 5 Exemplare; 29. 4. 1952 (bei Ankunft des Beob.) 1 Exemplar (v. Haartman in litt.).

Mittlere Ankunft (D_{14}): 26. April, früheste 11. 4.

Je weiter man im Bottnischen Meerbusen nach Norden kommt, desto später erscheinen die Rotschenkel an ihren Brutplätzen:

5. Vasa (63.05 N, 21.32 E) 18. 5. 1941, 7. 5. 1942, 6. 5. 1945 (Reuter 1949).
6. Oravais (63.17 N, 22.23 E) 9. 5. 1947, 3. 5. 1948, 1. 5. 1949, 6. 5. 1950 (Reuter 1952).
7. Valsöarna: 8. 4. 1948! (Reuter 1952).
8. Karlö: 3. 5. 1891 (B 304).

[1] Teil einer Dissertation der math. naturw. Fakultät Univ. Bonn (Prof. Dr. G. Niethammer). „Vorläufige Mitteilung."

[2] Walther Thiede, Hamburg 46, Holunderweg 21.

Der Rotschenkel erscheint bei Vasa und Oravais etwa gleichzeitig mit den ersten offenen Blüten von *Salix capra* und *Populus tremula* (Reuter). Mittlere Ankunft (D_8): 6. Mai. Das ungewöhnlich frühe Datum von den Valsöarna wurde nicht berücksichtigt.

Da sich das südfinnische Brutvorkommen auf die Küste beschränkt, werden nur selten im Innern S-Finnlands Rotschenkel beobachtet. Am See Kuokkalampi (61.15 N, 29.00 E) in Karelien zwischen 1949 und 1956 nur zweimal: 9 Exemplare am 16. 5. 1954 und 3 Exemplare am 20. 5. 1956 (Tiussa u. Bagge 1957); an der Mündung des Kanals von Höytiäinen, Nordkarelien, einmal 4 Exemplare am 26. 5. 1927 (Pynnönen 1929); am Licksa-Fluß (63.20 N. 30.00 E) sah Lappi (1958) 2 Rotschenkel am 4. 6. 1957. — In Mittel-Häme (auf 61.13 N, 24.12 E) ausnahmsweise: 1 Exemplar am 6. 6. 1950. 2 am 18. 5. 1951, die dann sich als Paar erwiesen und brüteten! (B 278).

In Nachwintern kann sogar noch Mitte Mai Rückzug erfolgen, wie Törnroos (1959) beobachten konnte.

Bei Tauvo/Siikajoki an der Ostküste des Bottnischen Meerbusens herrschte Mai 1958 vom 17. bis 20. sehr kaltes Wetter. Rückzug von Rotschenkeln: 17. 5. gehört, 21. 5. 8 Stück gehört, 22. 5. 1 gehört. Erst am 23. 5. war die Zugrichtung der Watvögel wieder normal (23. 5.: 6 R.). — Mitte Mai sind im allgemeinen die R. Südfinnlands eingetroffen. Letzte Zugbeobachtungen bei Viborg: 10. 5. 1937 1 R. bei Päätilä. 15. 5. 1938 bei Johannes (28.40 E) mehrere (B 303).

An der Eismeerküste (und soweit in Nordlappland brütend) kehren die Rotschenkel infolge des lang anhaltenden Winters erst spät heim. 1899 war beispielsweise am 14. Juni der Peisenfjord, der Petsamo mit dem Meer verbindet, noch voll Eis (Pearson). Hortling (1933 = B 14) berichtet von einem Rotschenkel, den er am 14. Juni in einem Schmelzwasserbach watend beobachtete. Ankunft in Sydvaranger war im Mittel (1892—1904) der 21. Mai (B 30), so daß die ersten Rotschenkel bei Petsamo zu gleicher Zeit eintreffen dürften (s. a. „Kola-Halbinsel").

Herbstzug. Der Rotschenkel der finnischen Ostseeküsten verläßt nach Hortling (1929b = B 272) im Juli und August das Land, wobei im allgemeinen die Alten vor den Jungen wegziehen. Die letzten Rotschenkel ziehen etwa Mitte September durch und ab.

Im Schärengebiet von Esbo westl. Helsingfors zog „um den 15. 7. das ♀ weg, wenn die Jungen vollständig flügge sind das ♂". Zum Beispiel auf Malmkopplogründen am 27. 6. 1935 noch beide Eltern da, am 29. 6. nur das ♂, am 14. 7. auch dieses weg. „Die Jungen ziehen im Laufe des August weg." Letzte Beobachtung: 29. 8. 1933 1 Jungvogel (Bergman 1939 = B 249).

Auf Klåvskär, Åland waren 1929 am 7. 8. die meisten abgezogen, am 9. 8. 1 ziehender Jungvogel zu sehen, am 11. 8. noch 1 anwesend, ebenso am 12. 8. — Am 13. 8. sind einige R. da, andere in kleinen Schwärmen durchziehend, am 14. und 15. werden ad. und juv. gesehen (B 271).

Bei dem in Mittel-Häme ausnahmsweise brütenden Paar (1951) war das ♀ Mitte Juli abgezogen, am 18. 7. das ♂ noch bei den juv., am 30. 7. waren alle schon weg (B 278).

Zwei Ringfunde zeigen schön den Abzug auch von Jungen in der zweiten Julihälfte:
o juv. 11. 7. 1954 Korsholm, Jungsund (63.03 N, 21.40 E)

+	2. 8. 1954	St. Sjörup (56.32 N, 10.05 E), Jütland, Dänemark.
o pull.	12. 6. 1958	Gamlakarleby, Rummelö (63.52 N, 23.06 E)
+	1. 8. 1958	erlegt bei Ribe, Westküste Jütlands, Dänemark (VÄLIKANGAS 1957, NORDSTRÖM 1960).

Die Ostküste Mittel- und Südschwedens, die Ålands-Inseln, Fårö, Gotland, Stora Karlsö und Öland sind die Landmarken, die die finnischen Rotschenkel auf ihrem Abzug nach Südwesten naturgemäß passieren. Auf Fårö beginnt der Herbstzug nach DURANGO (B 116) schon im Juni, 1938 aber erst im Juli; auf Stora Karlsö war der Zug Ende August beendet (B 127); auf Åland ist er recht zahlreich zur Zugzeit (B 287). An der Südspitze Ölands beginnen nach KOLTHOFF „Alte Vögel den Zug etwa 16. bis 18.7., und die Jungen streichen ein bis zwei Wochen später" (B 1547). Die neueren Dauerbeobachtungen an der Südspitze Ölands zeigen indessen, daß der Herbstzug schon mit der dritten Junidekade einsetzt. Mitte August ebbt er ab und läuft Ende August, Anfang September aus (B 1577). Die zeitliche Übereinstimmung zwischen den finnischen Abzugsbeobachtungen und den diversen Durchzugsbeobachtungen ist gegeben.

Die letzten Rotschenkel verlassen die finnischen Ostseeküsten in der Regel Ende August — Mitte September.

Bei Oravais (63.17 N, 22.23 E) Abzug der letzten Rotsch. nach Beobachtungen TEGENGRENs am 16. 8. 1947, 23. 8. 1948, 30. 8. 1950 (REUTER 1952); auf Lemsjöholm/Åbo-skärgård am 29. 8. (1933), als Ausnahme noch einige Anfang September einmal (v. HAARTMAN in litt.). — Bei Viborg im Ostteil des finn. Meerbusens ziehende R. im August: z. B. 1934 mehrere über Hevossaari, desgl. am 30. 8. über Porkansaari (B 303). Auch weiter westlich, beim See Enä (60.20 N, 24.20 E) „rätt ofta under flyttning söderut", etwa im August 1947 (WALLGREN 1948). Im Helsingfors-Schärenhof Abzug allgemein der Letzten Ende August bis Mitte September (R. PALMGREN 1913 = B 299).

Landeinwärts nicht auftretend, da ja im Hinterland keine Rotschenkel brüten. So gilt er im Tammela-Kirchspiel (60.35—61.00 N, 23.40—24.05 E) als äußerst selten und wurde nur zweimal, Ende August und beide Male ein Jungvogel, an einem Teich beobachtet (POUSAR 1905). — Ebenso ausgefallen ist eine Beobachtung an der Ostküste des Ladoga-Sees (1941—1944): 1 Exemplar am 16. 9. 1941 bei Mantsissa (PAATELA 1947). Er fehlt hier sonst gänzlich. Schließlich wurde er als einmalige Ausnahme in 1 Exemplar am 5. 10. 1952 auf Yyterissä bei Björneborg (etwa 61.30 N, 21,45 E) am Bottnischen Meerbusen beobachtet LILJA u. a. 1954). Es überwintern keine Rotschenkel in Finnland (v. HAARTMAN in litt.).

Über den Abzug etwaiger lappländischer Brutvögel, wie auch über den Abzug der Rotschenkelpopulationen des Weißen Meeres, der Kola-Halbinsel (s. u.) und der finnischen Eismeerküste ist nichts bekannt geworden. Zumindest die Brutvögel der Eismeerküste werden analog den Verhältnissen in Norwegen längs der norwegischen Küste abziehen.

Wenn auch bisher die Zahl der Ringfunde finnischer Rotschenkel klein ist, so ergibt sich doch schon ein brauchbares Bild (siehe Karte 1). Bereits Anfang August, 1. 8., 2. 8., wurden diesjährige Jungvögel auf ihrem Abzug in Dänemark erbeutet. Am 30. 7. 1954 wurde auf Amager, Dänemark, ein ad. Vogel beringt, der am 21. 5. 1956 bei Hangö (59.50 N, 23.00 E) wiedergemeldet wurde.

Von 13 Fernfunden liegen 7 in Dänemark, über die Hälfte. Außer den bereits erwähnten handelt es sich um folgende:

Bei Gamlakarleby, mittl. Bottn. Meerbusen, auf dem Durchzug beringte Jungvögel (24. 7. und 25. 6.) wiedergefangen im gleichen Jahr am 20. 8. 1957 im Mariagerfjord (1060 km SW), am 1. 9. 1957 im Randers Fjord (1080 km SW): ein ebendort durchziehender ad. (o 15. 8. 1959) wird im September bei Egholm in Nordjütland erlegt. Endlich ein Jungvogel von Gamlakarleby (o 24. 7. 1959) am 22. 8. 1959 am Söby Rev in Jütland.

D. h., unsere finnischen Rotschenkel verlassen SW das Land und erreichen sehr schnell das dänische Festland, das sie offenbar queren und das sie dann längs der Nordseeküste südwärts ziehend verlassen. — Der nächste Fund stammt von Langwarden (53.36 N, 8.19 E) in Oldenburg (Nordseeküste):

o migr. ad. 17. 8. 1957 Gamlakarleby
\+ 15. 11. 1957 tot gef. Langwarden.

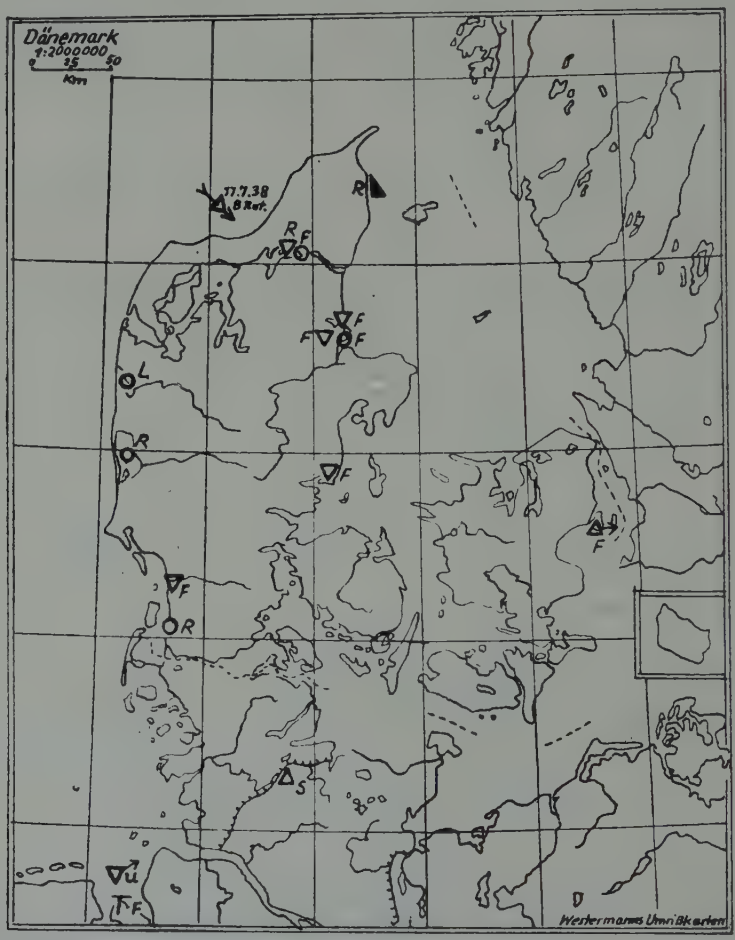


Abb. 1. Nachweise nichtdänischer Rotschenkel (Ringfunde) von Juli bis Januar in Dänemark und Nordwestdeutschland. F = Finnland, L = Luleå, S = Öland, U = Upland, R = Revtangen (Süd-Norwegen); △ = Juli. ▽ = August, o = September, T = November, × = Dezember, ◣ = Januar, ■ = Februar

Sehr zeitig sind 2 finnische Rotschenkel aus Südfrankreich und von der nordfranzösischen Küste zurückgemeldet worden:

o Juni/Juli 1936 Klåvskär, Ytterhalvern (60.00 N, 20.40 E)
\+ 6. 9. 1936 erlegt Albi (43.55 N, 2.10 E), Dep. Albi.
o pull. 25. 6. 1956 Vehkalahti, Helsinginsaari (60.25 N, 27.25 E)
\+ 2. 9. 1956 erlegt Somme-Bucht (1950 km SW).

Der Zug scheint demnach weiter längs der westeuropäischen Küsten zu verlaufen.

Auch im Frühjahr ziehen finnische Rotschenkel wieder längs der westeuropäischen Küsten, wie der bisher einzige Frühjahrsfernfund ausweist. Am 1. 5. 1960 wurde ein ad. Rotschenkel bei Fort Mahon, Dep. Somme, erlegt.

Von den 13 Fernfunden sind 2 Winterfunde. Ein am 9. 7. auf den Valsöarna beringter Rotschenkel wurde im gleichen Jahr am 3. 11. bei Livorno, Norditalien, geschossen und ein Rotschenkel von Espoo, Tapiola (60.11 N, 24.48 E) wird am 4. 1. 1959 bei Huelva, an der südspanischen Atlantikküste, erlegt. (KLOCKARS 1956, VÄLIKANGAS 1953. 1957, NORDSTRÖM 1958, 1959, 1960, 1961.)

Zusammenfassung

Die finnischen Rotschenkel — Küstenbrüter — treffen ab dritter Aprildekade und während des Mai in ihren Brutgebieten ein. Ankunft an nördlicheren Orten im Bottnischen Meerbusen frühestens Anfang Mai (Ausnahmen). Über Ankunft der lappländischen Rotschenkel und der R. der Eismeerküste ist nichts bekannt (wahrscheinlich im Laufe des Mai). Der Herbstzug der Ostseeküsten — Population beginnt frühestens Ende Juni, gewöhnlich im Juli und ist in der Regel Ende August beendet.

Die bisher vorliegenden 13 Fernfunde finnischer Ringvögel erweisen, daß die Rotschenkel in südwestlicher Richtung zogen und das dänische Festland (Massierung der bisherigen Wiederfunde) sehr schnell erreichten. Weiterzug längs der westeuropäischen Küsten. Zwei Winterfunde von Südspanien und Nordwestitalien. Ein Frühjahrsfund von Nordfrankreich.

Kola-Halbinsel, Weißes Meer

Nur sehr spärliche Nachrichten besitzen wir über den Zug des Rotschenkels in dieser fernen Gegend. GOEBEL (1901) erwähnt in seiner Zugtabelle für Jeritiki an der Mündung des Urafjordes (Port Wladimir) folgende Daten:

Jeritiki, Rotschenkelankunft 18. 5. 1883, 13. 5. 1886, 3. 6. 1899, 23. 5. 1900, Alexandrowsk: 23. 5. 1901. Mittel (D_5): 22. Mai.

BIANCHI (1902) erlegte je 1 ♂ am 13. 5. 1899 und 11. 5. 1901 auf der Kola-Halbinsel und 1 ♀ am 27. 5. 1899 bei Tiriberka. Vollgelege bei Jeritiki nach GOEBEL (B 9) am 12. 6. „Am 20. 7. von *Totanus calidris* die ersten flüggen Jungen beobachtet" (GOEBEL).

JANDA (1903 = B 15) schießt Anfang August bei Alexandrowsk in einem Hochmoor 2 flügge Junge. — Abzug wahrscheinlich längs der Eismeerküste nach Westen. Über die Rotschenkel des Weißen Meeres ist nichts bekannt geworden.

Zug in Dänemark

Frühjahr: Die ersten dänischen Brutvögel erscheinen nach SALOMONSEN (1953) von Mitte bis Ende März. TÅNINGS langjährige Beobachtungen über Ankunft und Abzug der Brutvögel bei Tipperne an der westjütischen Küste zeigen, daß die dort brütenden Rotschenkel bis Ende April vollständig zurückgekehrt sind, wobei etwa ab zweiter Aprildekade ein sprunghafter Anstieg zu verzeichnen ist (siehe Diagramm 1). Das gleiche gilt für andere Orte (HAGERUP 1911 für den Nackeböllefjord 1910: die ersten am 11. 3. ankommend). In Einsidelsborg Gods in Nord-Fünen findet eine schnelle Zunahme in der ersten Aprilwoche statt. Gleichzeitig dann Durchzug am Strand von fremden Trupps (B 350).

Erstankunftsdaten finden sich kaum in der Literatur:

1. Nackeböllefjord 1910—1917, zwischen 8. 3. und 1. 4. eintreffend, D_8 = 18. 3. (B 340); derselbe Autor gibt dann für 9 Jahre zwischen 1918 und 1930 die Erstankunft zwischen 15. 3. und 12. 4.! an, D_9 = 30. 3. Ohne zwei sehr späte Daten (11., 12. 4.) D_7 = 26. 3. (HELMS 1942), D_{15} = 22. 3.
2. Einsidelsborg Gods, Nord-Fünen. Ankunft 1923—25 am 19. 3., 23. 3. und 20. 3. D_3 = 20. 3. (B 350).
3. Jaegerspris Gods, Nord-Seeland generell 2. Märzhälfte, etwa 26. 3. 1936 (B 352).
4. BLUME, FRÖLICH und PALM (1952) geben folgende Daten an: 10. 3. Amager 1. offenbar kein Wintergast, sondern Vorläufer; 20. 3.: 2 auf Gaunö; 21. 3.: 1 auf Saltholm, am selben Tage 1 ziehend ONO auf Amager; 22. 3.: 1 Jaegerspris; 23. 3.: 8 bei Amager; 25. 3.: 6 bei Odder; 28. 3.: 2 bei Kolding, ferner Randers und Enehöje, Nakskov Fjord; 29. 3.: 6 bei Gamborg.
5. Hirsholmene: Ankunft Mitte März bis in den April hinein (B 404).
6. Kysing Fjord. Bei kaltem SO-Wind am 6. 3. 1960 einzelne R. anwesend (JACOBSEN 1961).

Von Ende März bis Mitte Mai wird allenthalben Rotschenkelzug berichtet. Neben den einheimischen, die etwa bis Ende April in der Mehrzahl zurückgekehrt sind, ziehen auch andere Rotschenkel durch. Leider fehlen bisher Ringfunde, so daß wir über die Herkunft dieser Frühjahrsdurchzügler nichts wissen. Wahrscheinlich ist, daß es südschwedische, mittelschwedische und finnische sind. Dies wird gestützt durch die unmittelbaren Zugbeobachtungen an der westschwedischen Küste, etwa bei Varberg. Die Anzahl verunglückter Rotschenkel an den Leuchtfeuern ist gering. Von 1886 bis 1939 wurden im Herbst und Frühjahr lediglich jeweils 15 Rotschenkel eingeliefert. Frühes Datum: 1 ♀ am 17. März 1933 beim Feuer auf Vejrö (Insel zwischen Lolland und Seeland; HÖRRING 1935). Der Durchzug ist nach diesen Funden Ende Mai beendet, wobei in der zweiten Maidekade bisher kein Nachweis gelang! (HANSEN 1954). Der unmittelbare Zug an der Nordspitze Jütlands ist beim Rotschenkel sehr schwach. Bei Skagen ist er auf dem Frühjahrszuge nur „meget faatallig" (HANSEN u. CHRISTIANSEN 1954).

Im Innern Dänemarks wurde der Rotschenkel gelegentlich auch weit ab von der Küste auf dem Durchzug beobachtet. Er erscheint hier sicherlich öfter, als es sich den spärlich veröffentlichten Daten entnehmen läßt:

So bei Herninge im Ringkjöbing Amt, Jütland, etwa 2 am 14. 4. 1934 nach SW (56.08 N, 9.00 E; OVERGAARD 1932/1937). Bei Haslev im Innern Südseelands (55.20 N,

12.00 E) nur ganz wenige Male während des Frühjahrs- und Herbstzuges gehört, nie gesehen (Febr. 1894 bis Frühj. 1908), etwa am 22. 4. 1895 gegen Abend, nach 20.30 h ziemlich starker Zug, einzelne R. dabei. Wetter warm, still, schwacher SO (HELMS 1908, B 339). Am Tiß-See in West-Seeland Durchzug in kleinen Trupps (PREUSS 1958 = B 397). Der Zug verläuft nach Beobachtungen H. LANGES (in litt.) bei Ribe vor allem nachts, wenn auch nicht ausschließlich. Nachtzug z. B. am 11. 5. 1911 (mehrere) und 28. 3. 1916 (nachts zweimal).

Von Bornholm und umliegenden kleinen Inseln, wo der Rotschenkel nur ausnahmsweise brütet, liegen zwei Nachrichten vor: Auf Ertholmene nur einmal am 19. und 20. 5. 1934, als 1 Exemplar rastete (B 371), auf Christiansö ziehen am 29. 4. 1935 2 Rotschenkel in östliche Richtung (HELMS u. CHRISTIANSEN 1936).

Herbstzug

Die Einheimischen verlassen Dänemark nach SALOMONSEN (1953) in der zweiten Julihälfte, Junge im August. Auf Tipperne sind die ersten Jungen flugfähig zwischen 17. und 26. Juni, zeitigst am 11. Juni. Die Einheimischen verlassen ihre Brutplätze in Tipperne recht unregelmäßig von Jahr zu Jahr, etwa in der Zeit vom 1. Juli bis zum September. Meistens beginnen die alten Vögel den Zug, doch wurde ein Jungvogel schon am 9. 8. (1931) in der Bucht von Arcachon, Gironde-Mündung wiedergemeldet. Ende Juli ist ein deutlicher Abfall zu erkennen (siehe Diagr. 1) (TÅNING 1941).

Frühe Wiederfunde diesjähriger Ringvögel (dänischen Ursprungs, bis 15. 8.):

1.	o	pull.	14. 6. 1951	Aflandshage, Amager
	+		28. 7. 1951	Etang de Thau a Sète, Frankreich (43.28 N, 3.40 E).
2.	o	pull.	15. 6. 1951	Amager
	+		12. 8. 1951	Montpellier (43.35 N, 3.53 E), Fr.
3.	o	pull.	13. 7. 1952	Amager
	+		9. 8. 1952	Malprat Biganos (44.38 N, 1.00 W), Gironde, Fr.
4.	o	pull.	13. 7. 1952	Amager
	+		5. 8. 1952	Insel Ré (46.12 N, 1.30 W), Fr.
5.	o	pull.	25. 5. 1953	Praestö Fjord, Ost-Seeland
	+		13. 8. 1953	Chioggia, Venetien, Italien.
6.	o	pull.	14. 6. 1953	Tybrind, West-Fünen
	+		4. 8. 1953	Biganos, Gironde, Frankreich.
7.	o	pull.	8. 6. 1954	Kallö Vig (54.51 N, 11.37 E), Lolland
	+		4. 8. 1954	Biganos, Gironde, Fr.
8.	o	pull.	12. 6. 1954	Kallö Vig, Lolland
	+		15. 8. 1954	Rovigo (45.04 N, 11.47 E), Venetien, Italien.
9.	o	juv.	8. 7. 1956	Amager (dort erbrütet)
	+		12. 8. 1956	Llobregat (41.15 N, 2.10 E), Barcelona, Spanien.
10.	o	juv.	11. 7. 1956	Amager (dort erbrütet)
	+		15. 8. 1956	Neapel (40.50 N, 14.15 E), Campanien, Italien.
11.	o	juv.	12. 7. 1956	Amager (dort erbrütet)
	+		12. 8. 1956	Venedig, Italien.

Diese Aufstellung zeigt, daß die einheimischen dänischen Rotschenkel auf ihrem Herbstzug sowohl nach Südwesten als auch nach Süden und Südosten ziehen. Dabei besteht kein Unterschied in der Herkunft. Auf Amager erbrütete Rotschenkel werden schon in der ersten Augusthälfte an der Gironde in West-

frankreich, bei Barcelona in Spanien und bei Neapel und Venedig in Italien zurückgemeldet. Eine Analyse sämtlicher bisheriger Wiederfunde aus Herbstzug und Winterquartier einwandfreier dänischer Rotschenkel zeigt das gleiche Bild (Abb. 2). Im Gebiet des Praestö-Fjords in Südseeland beringte Rotschenkel sind in gleicher Zeit nachgewiesen in Portugal und bei Venedig. Auch läßt sich zwischen der Verteilung im Winterquartier einwandfrei dänischer Rotschenkel und der eben angeführten Verteilung im Herbst kein Unterschied ablesen (Abb. 3).

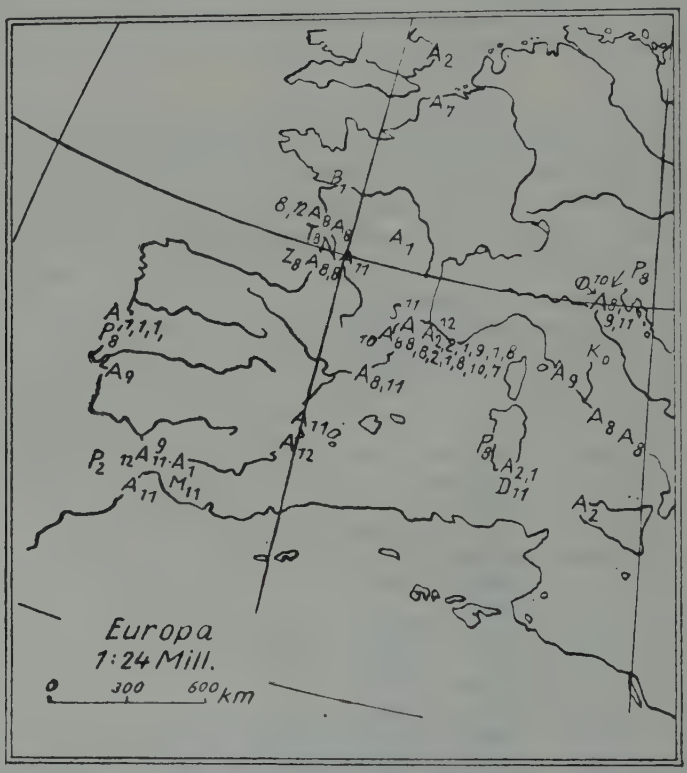


Abb. 2. Wiederfunde „diesjähriger" dänischer Rotschenkel von Juli bis Februar. Ergebnis: keine Zugscheide, wahllose Streuung. A = Amager, B = Bövling Klit, W-Jütland (56.24 N, 8.04 E), K = Korsör, W-Seeland, M = Karrebaekfjord, Ø = Gaunö, SW-Seeland (55.11 N, 11.42 E), P = Praestö Fjord, SO-Seeland (55.08 N, 12.03 E), S = Skaelskör, SW-Seeland (55.15 N, 11.17 E), T = Tybrind, W-Fünen (55.23 N, 9.50 E), und Z = Tipperne, W-Jütland. Zahlen: Monat des Wiederfundes

Gleichzeitig aber mit dem Abzug der einheimischen Rotschenkel kommen auch schon die ersten fremden Rotschenkel in Dänemark von Nord und Ost an, so daß es dann nahezu aussichtslos wird, beide Vorgänge trennen zu wollen. Auf Abbildung 1 sind die bisherigen einwandfreien Nachweise nichtdänischer Rotschenkel in Dänemark eingetragen, ebenso die bisher einzigen drei Wiederfunde fremder Rotschenkel in Nordwestdeutschland, da dieses Gebiet geografisch eine Einheit bildet. Am 17. 7. 1938 beobachtete Tebbutt (1938) auf 57.20 N. 9.04 E im Skagerrak einen Trupp, bestehend aus einem voranfliegenden

großen Brachvogel (*Numenius arquatus*) und 8 ihm folgenden Rotschenkeln. Sie flogen nach SE, der Wind kam etwa aus NE. In der Verlängerung ihres Flugweges nach rückwärts liegt die südnorwegische Küste. Im gleichen Monat

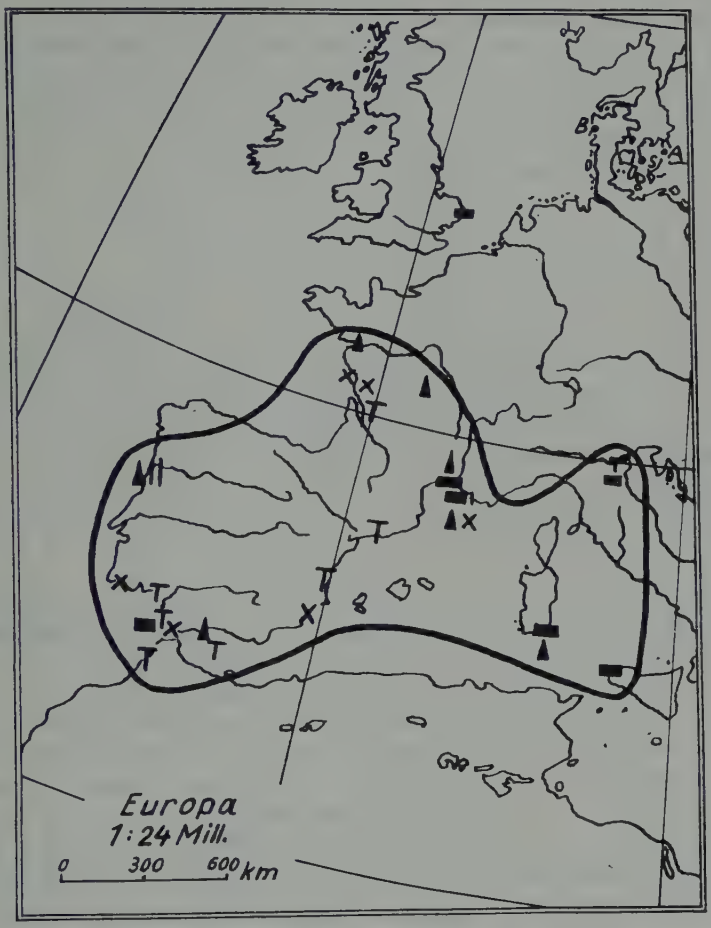


Abb. 3. Winterquartier dänischer Rotschenkel. Monatssymbole siehe Abb. 1; | hinter Symbol: je ein zusätzl. Nachweis des gleichen Monats

wird am 30. 7. 1954 auf Amager ein ad. Rotschenkel beringt, der im übernächsten Sommer bei Hangö, Südwestfinnland (21. 5. 1956) wiedergemeldet wird. Ein auf Ottenby, Öland beringter Rotschenkel wird am 19. 7. bei Rendsburg, Holstein, wiedergefunden. Im August wurden bisher 4 finnische und 1 in Südwest-Norwegen (Revtangen) beringte Rotschenkel in Jütland gefunden; im September schließlich 2 finnische und 2 aus Revtangen.

Ferner der einzige Schwede:

o juv. 15. 7. 1948 Vallöarna vor Luleå, Schweden
\+ 18. 9. 1948 Nissum Fjord, West-Jütland (ADELHOLT 1958).

Dies ist um so auffallender, wenn man das Verhältnis zwischen dänischen Wiederfunden und Gesamtwiederfunden bei Finnen und Schweden vergleicht. Von insgesamt 13 Fernfunden finn. Rotschenkel stammen 7, d. h. 55% aus Dänemark, von 127 schwedischen aber nur 1, nicht einmal 1% (von 92 auf Öland während des Durchzuges beringten R. keiner!). Lediglich südwestschwedische, dann Rotschenkel von der mittleren und nördlichen schwedischen Ostseeküste (die Mittelschweden südwestlich überfliegen) erreichen auf ihrem Zuge Dänemark. Die finnischen Rotschenkel, etwa jene von Gamlakarleby, die in Dänemark wiedergefunden wurden, nehmen wahrscheinlich auch ihren Weg über Mittelschweden und werden etwa bei Göteborg, Varberg auf die Küste stoßen. Nicht zuletzt spricht die Häufung der Wiederfunde in Nordostjütland dafür.

Im Kattegat ist der Rotschenkel auf Hesselö (56.12 N, 11.42 E) während des Durchzuges nicht häufig (Buchwald 1929 = B 319). Wie ist es auf Läsö und Anholt? Im Öresund dagegen lebhafter Durchzug, etwa auf Amager und bei Avedöre Holme südlich Kopenhagens. Der Öresund dient sicherlich als bequeme Landbrücke zwischen Südschweden und den dänischen Inseln. Die Tatsache, daß mit Ende August der Durchzug der Rotschenkel in den östlichen Teilen Däemarks abgeschlossen ist und daß man danach nur noch einzelne und kleine Trupps beobachten kann, zeigt wiederum, daß von Nordnordost her kein Durchzug von Rotschenkeln aus dem schwedischen Fjäll stattfindet (Blume, Frölich u. Palm 1952).

Da der Rotschenkel in Dänemark recht häufig ist und ebenso häufig durchzieht, teilt er das Schicksal vieler häufiger Vögel: es ist kaum etwas über ihn in der Literatur bekannt. Daher können die folgenden Ausführungen über den Ablauf des Rotschenkelherbstzuges durch Dänemark auch nur symbolischen Charakter besitzen. Wir hörten, daß bei Tipperne während des Juli neben dem Abzug der einheimischen auch Durchzug fremder Rotschenkel stattfindet. Die ersten einwandfreien Zugbeobachtungen in Dänemark wurden jedoch schon Ende Juni gemacht: am 29. 6. zieht abends ein Rotschenkel über Odder nach SW (Blume, Frölich u. Palm 1952); am Hostrup See 1 am 22. 6. 1944 (bei Apenrade; Asmussen 1951); am 22. 6. 1950 bei Jernved an der Königsau gegen Abend 4 nach W fliegende Rotschenkel (H. Lange in litt.).

Im Juli allenthalten Rotschenkelzug. In der Literatur vermerkt für Amager; für Kolding (Kl. Belt): 6 R. nach SSW am 18. 7., 16 nach SW am 22. 7. (Hagerup 1911); Limfjord Vejlerne: familien- und truppweise, Einheimische und Durchzügler (B 322): Nackeböllefjord (B 340); Umgebung von Ribe, SW-Jütland: sehr viel Nachtzug, Juli und August, am 6. 7. 1953 vormittags bei Gredstedbro an der Königsau 3 R. nach SW (Regen nach langer Trokkenheit und Wärme), 17. 7. 1955 morgens 1 R. zieht W südl. Ribes, am 21. 7. 1955 dort ziehende R. gehört (H. Lange in litt.); Praestö-Fjord, SO-Seeland (B 332). — Schließlich eine Beobachtung von Bornholm: Auf Ertholmene nur am 22. 7. 1935, als 3 bei „Blæst med Regn flakkede frem og tillbage over de beboede öer" (Löppenthin = B 371).

Die Zugbeobachtungen H. Langes von der Königsau zeigen, daß auch im südlichen Jütland die Rotschenkel von Ost nach West zur Nordseeküste ziehen. Gleiche Feststellungen ergeben sich aus Behrends (1955), der den sommer-

lichen Zug an der nordschleswigschen Ostküste mit ihren Förden beobachtete. In der Apenrader Bucht ergab sich folgendes Bild:

An der Nordspitze der Insel Alsen zogen am 27. 7. 1949 abends R. Generell stellte er fest, daß oftmals die durchziehenden Vögel von ONO her auf die Insel zuflogen. Am Nordrand der Bucht (Revshale) zogen am Nachmittag des 11. 8. 1947 R. über See nach SW (→ Barsö). Unterhalb Knudshoved biegen die ziehenden Vögel in die eigentliche Förde ein. Manche rasten im innersten Bereich der Förde bei Apenrade (26. 7. 1949 10 R., 13. 7. 1952 etwa 10 R.). Die hier ziehenden Vögel zogen weiter landeinwärts in W- bis SW-Richtung (siehe Karte in Kapit. Schleswig-Holstein: in Mittl. Faun. Arb.-gem. NF 15. in Druck).

Der August steht im Zeichen lebhaften Durchzuges.

Bei Kolding (Kl. Belt) ziehen am 3. 8. 15 R. nach SW, am 7. 8. 6 nach S, am 13. 8. gegen 23.20 h ein Trupp (HAGERUP 1911). Nachtzug am 7. 8. 1910 (22 h) bei Storchedinge und am 3. 8. 1910 über Svinklöv (HAGERUP 1911). Über Haslev (Süd-Seeland) am 24. 8. 1899 abends R. überhinziehend (HELMS 1902); schließlich bei Ribe: Nachtzug z. B. 20. und 25. 8. 1916 (H. LANGE in litt.).

Doch zugleich nähert sich der Durchzug seinem Ende. Bei Einsidelsborg Gods in Nordfünen läuft er zum Monatsende aus (B 350); bei Jaegerspris Gods, Nordseeland, die letzten Ende August (B 352); im Saxköbing Fjord, Lolland, die letzten gesehen am 7. 8. Bei Gedser, Südspitze von Falster, die letzten (7 Stück) am 21. 8. und etwa 50 bei Lungholm auf Lolland (54.40 N, 11.27 E) am 3. 9. (1949) (L. HANSEN = B 1329). Auf Amager fühlbare Abnahme der Durchzügler: letzte große Menge am 26. 7. (300 Rotschenkel), letzter großer Trupp am 25. 8. (60 Rotschenkel) (BLUME u. a. 1952)[1]. In Westjütland werden dagegen weit größere Ansammlungen mitunter beobachtet: so waren am 19. 8. 1943 etwa 1000 Rotschenkel bei Tipperne in Schwärmen von bis zu 150 Stück

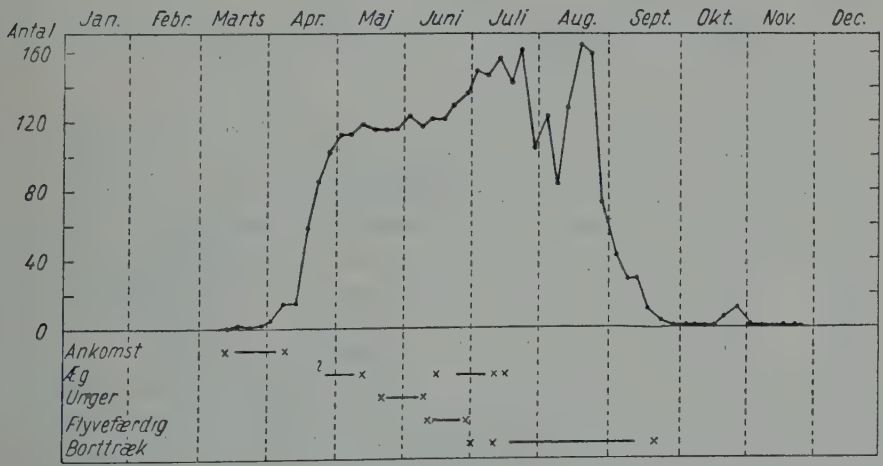


Diagramm 1. Durchschnittliche Anzahl Rotschenkel auf Tipperne, Westküste Jütlands, 1929—1939. (Durchschnittliche Anzahl Brutpaare: 57.) Aus TÄNING, Dansk Orn. For. Tidsskr. 35, p. 200 (1941)

[1] Im Dänischen unterscheiden BLUME u. a. zwischen „maengde" und „antal", wobei offenbar mit „maengde" eine größere Ansammlung, mit „antal" ein Schwarm gemeint ist.

(Blume u. a.). Durchschnittliche Anzahl Rotschenkel pro Tag bei Tipperne (nach Diagr.) bis zu 160 Stück im August. Abnahme zu Monatsende.

Im September in der ersten Hälfte noch gewisser Durchzug. Ja, bei Blåvandshuk, Nordspitze Jütlands, wurde sogar noch am 23. September (1954) 1 ziehender Rotschenkel festgestellt (Jenkins u. Nisbet 1955). Bei Hilleröd zog am 31. 8. 1910 1 Trupp gegen 22.15 h nach SW, am 7. 9. 1910 einige Rotschenkel um 1.40 h nach SW (Hagerup 1911). — Im Nackeböllefjord waren die Rotschenkel noch zu Beginn des Septembers zahlreich, hatten am 15. stark abgenommen und am 27. 9. war nur noch 1 da; bei Tipperne starke Abnahme (Hagerup 1911, Tåning 1941). Der Rotschenkel wird auch im September von verschiedenen Orten gemeldet, ein Überblick läßt sich jedoch bisher nur schwer gewinnen.

Regelmäßig in der Saltbaek Bucht nö Kalundborgs in wenigen Ex. (Koefoed u. Jörgensen 1932, E. Petersen 1936, C. Krüger 1948 b), im Ringböbing Ford (Lassen 1917), ab und an bei Jaegerspris Gods (B 352), auch im Odense Fjord bei Klintebjärg fast den ganzen Monat hindurch anwesend, bei Gyldenstens strandenge, Bogense (Nordfünen) in der zweiten Hälfte Sept. (B 1291), auf Saltholm (Adelholt 1947), auf Amager (z. B. Krabbe 1922 ff.) und im Utterslev mose (1 R. 30. 9. 1937; Gernå 1938). — Letzte Beobachtung vieler Jahre aus dem Innern des Nakskov Fjords war 25. 9. 1938 (B 393).

Danach, im Oktober und November, gelegentlich noch gemeldet. Bei Klintebjärg, Odense 1949 am 2. und 30. 10. (je 1) (B 1291). Auf Römö einige am 23./24. 10. 1954 (Wittrup-Jensen 1955); auch auf Amager noch gelegentlich. Bei Tipperne durchgehende Feststellungen: in der Regel im Oktober nur einzelne oder gar keine, aber einmal zwischen 23. und 28. 10. (1934) fast 200! Im November einzelne an gewissen Tagen, spätestens 21. 11. (1934) 2 Stück (Tåning 1941).

Die einzelnen November-Beobachtungen sind an anderer Stelle (Überwinterung; in Ardea, im Druck) bereits behandelt worden.

Ringfunde in Dänemark beringter Rotschenkel

In zwei Tabellen finden sich die Ringfunde. Die zweite beschränkt sich auf einwandfrei in Dänemark beheimatete Rotschenkel. Hier zeigt sich, daß der August der Zugmonat ist, auf den von 29 Herbstdaten allein 22 entfallen. 8 Wiederfunde an den westfranzösischen Küsten, 6 aus dem Bereich der französischen Mittelmeerküste und 5 aus Italien stammend. In der Zugrichtung ließ sich keine Unterscheidung in westl. oder östl. Rotschenkel treffen. Das Winterquartier dänischer Rotschenkel liegt in Südwest- und Südostfrankreich, auf der Iberischen Halbinsel, in Nordwest-Marokko und östlich bis etwa Venedig und Sizilien. Von 72 Fernfunden stammen 32, d. h. etwa 45%, aus den Wintermonaten (Nov. bis Febr.), so daß es als gesichert gelten kann, daß das Winterquartier dänischer Rotschenkel in dem skizzierten Raum liegt (Abb. 3). — Neben diesen einwandfrei dänischen Rotschenkeln werden aber namentlich auf Amager alljährlich viele auf dem Durchzug gefangen. Das können nach unseren bisherigen Kenntnissen südnorwegische, süd- und mittelschwedische, aber auch finnische

und natürlich auch dänische Rotschenkel sein, die über Amager ziehen. Bisher liegen 270 Fernfunde vor; 70 aus dem August, weitere 59 aus September und Oktober stammend.

Auch bei diesen läßt sich keine Bevorzugung einer etwaigen westlichen oder östlichen Abflugroute beobachten. Das Winterquartier ist jedoch ausgedehnter, was mit der verschiedenen Herkunft der auf Amager beringten Rotschenkel zusammenhängen mag. Über den Raum hinaus, den die echten dänischen Rotschenkel einnehmen, wurden überwinternde Rotschenkel gemeldet von West-Marokko, 1 aus Tunesien, aus Südostitalien und dem Küstenbereich Nordwest-Frankreichs. Ferner 1 Februarfund aus England, 1 Januarfund aus Nordholland und ein Dezemberfund aus Dänemark. Von den Einheimischen war nur einer im Februar aus Südengland gemeldet worden. Insgesamt fallen auf die Wintermonate 39% der Funde (Abb. 4).

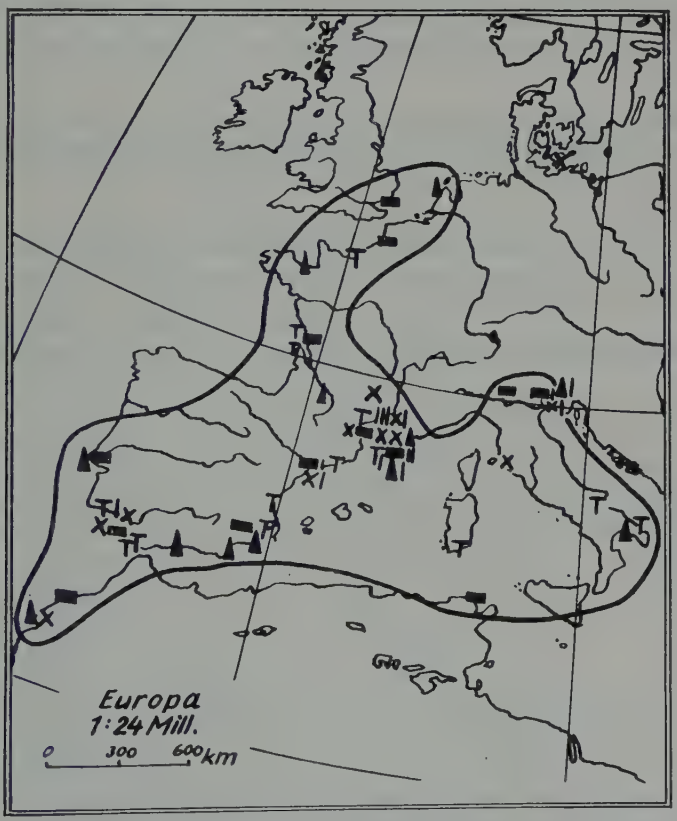


Abb. 4. Überwinterungsraum von auf Amager beringten Rotschenkeln (Zugvögel und nicht erkannte Einheimische). Symbole wie in Abb. 1

Im März und April verläuft der Zug heimwärts. Nur wenige Funde werden noch in den Überwinterungsgebieten gemeldet. Dafür schnellt die Anzahl der

Wiederfunde auf Amager gewaltig an: Im März 4, im April 127! Noch im Mai werden einzelne, sowohl Einheimische als auch Durchzügler, aus West- und Südfrankreich zurückgemeldet.

Zusammenfassung

Mitte bis Ende März erscheinen die ersten heimischen Rotschenkel in Dänemark. Im April füllen sich die Bestände rasch auf, doch sind auch im Mai noch Einheimische und Durchzügler auf dem Wege, wie einzelne Ringfunde und bei Durchzüglern auch Sichtbeobachtungen zeigen.

Der Abzug der Einheimischen beginnt mitunter schon Ende Juni; generell ziehen sie im Juli und Anfang August ab. Der Zug verläuft sehr zügig, wie die Ringwiederfunde zeigen. Diesjährige Junge wurden schon Ende Juli aus Südfrankreich gemeldet. Der Herbstzug der Einheimischen wie der Durchzügler verläuft in südwestlicher und südlicher Richtung. Zu gleicher Zeit werden Wiederfunde aus Westfrankreich, Portugal und aus Südfrankreich, Oberitalien gemeldet.

Durchzug fremder Rotschenkel vor allem im Monat August. Im September nur noch wenige durchziehend und anwesend. Im Oktober gelegentliche Beobachtungen, sieht man von den Wintervorkommen ab.

Wiederfundtabelle aller dänischer Ringvögel

Land/Monat	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Dänemark (Amager)	—	1	4	127	95	103	30	8	6	—	2	—
Dänemark (übriges)			1	1			1	3				1
NW-Deutschland					1							
Belgien u. N. Holland	1			1			1					
W. Frankreich	4	2	4	6	3		3	21	7	4	4	2
SO-Frankreich	5	6	5	1	1	1	3	24	9	7	8	6
N-Italien	2	4	6	2				18	9	5	2	3
S-Italien	1							2	3		2	
Sardinien	1	1						1		1	2	
Sizilien		1		1								
Tunesien		1										
Portugal	4	1						1	5	1	2	2
Spanien	3	5	1			1		3	4	4	10	5
Marokko	1	1									1	1
England		2										
Finnland			1									
Summe:	22	25	21	139	101	105	38	81	43	22	33	20
ohne Dän.:	22	24	16	11	6	2	8	70	37	22	31	19

Insgesamt: 650 Wiederfunde, davon 268 außerhalb Dänemarks; ferner 6 ohne Datum.

Wiederfundtabelle in Dänemark heimischer Ringvögel außerhalb Dänemarks

Land/Monat	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Belgien				1			1					
England		1										
W-Frankreich	2		2	3	2			8		1	1	2
SO-Frankreich	2	3	2	1	1		1	6	1	1	1	2
N-Italien		1		1				3	1	1	1	
S-Italien								2				
Sardinien	1	1						1			1	
Sizilien		1		1								
Portugal	3							1				1
Spanien	1	1						1			3	1
Marokko	1										1	
Summe:	10	8	4	7	3	—	2	22	2	3	8	6 = 72 R.

Schrifttum

(Numerierung, da zugleich Gesamtverzeichnis der Rotschenkel-Schriften)

Finnland, Kola-Halbinsel, Weißes Meer

1583. Bianchi, V. L.: Matériaux ornithologiques de l'expedition pour l'exploration scientifique et industrielle du Mourmane 1899—1901 (russ.). Ann. Mus. Zool. l'Acad. imp. St. Petersburg **7** (1902) 270.

1584. Goebel, A.: Von der Murmanküste (Halbinsel Kola). Zugtabelle für Jeritiki ... und einige andere Küstenplätze. Orn. Jb. **12** (1901) 214.

1585. Klockars, B.: Fåglarna i det sydösterbottniska kustlandet. Österbottnisk Årsbok 1953 bis 1955, Vasa (1956) p. 173.

1586. Lappi ,E.: Observations of waders from Lieksa and Pielisjärvi (ca. 63.20 N, 30. E) eastern Finland (finn.). Orn. Fenn. **35** (1958) 39.

1587. Lilja, I., M. Soikkeli und A. Tuominen: Bird Notes from the Neighbourhood of Pori (finn. m. engl. Zus.). Orn. Fenn. **31** (1954) 83.

1588. Nordström, G.: Die Vogelberingung in Finnland im Jahre 1956. Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. **33** (1958) 96.

1589. — 1957. **34** (1959) 20.

1590. — 1958. **35** (1960) 22.

1591. — 1959. **36** (1961) 55.

1592. Olsoni, B.: Träskfåglar i Kimito. Orn. Fenn. **1** (1924) 60.

1593. Paatela, J.: Laatokan itärannikom linnustosta. Orn. Fenn. **24** (1947) 103.

1594. Pousar, V.: Ornithologische Beobachtungen aus dem Kirchspiel Tammela in Finnland. Orn. Jb. **16** (1905) 181.

1595. Pynnönen, A.: Mitteilungen über die Vögel Nord-Kareliens. Ann. Soc. Zool. Fenn. Vanamo 8 (1929) Zool. Mitt., p. 15.

1596. Reuter, M.: Tierphänologische Beobachtungen in Finnland 1941—1945. Bidrag till kännedom af Finl. Nat. och Folk **92** (1949) 2, p. 1—41.

1597. — 1946—1950. **92**, 4 (1952) p. 1—42.

1598. Snellman, J.: Flyttfågeliakttagelser på Åland. Orn. Fenn. **10** (1933) 36.

1599. Tiussa, J., und P. Bagge: Ruokolahden kuokkalammen linnusto vuosina 1949—1956. Orn. Fenn. **34** (1957) 131.

1600. Törnroos, V.: Beobachtungen über die Einwirkung des Nachwinters auf den Vogelzug an der Ostküste des Bottnischen Meerbusens. Orn. Fenn. **36** (1959) 47.

1601. Välikangas, I., und G. Nordström: Die Vogelberingung in Finnland in den Jahren 1950 und 1951. Mem. Soc. Fauna Fl. Fenn. **28** (1953) 94.

1602. — — 1954. **32** (1957) 49.

1603. Wallgren, G., und H.: Anteckningar om fågelfaunan i södra Vichtis. Orn. Fenn. **25** (1948) 60.

Dänemark

1604. Adelholt, E.: Ekskursion til Saltholm 1. September 1946. Dansk Orn. For. Tidsskr. **41** (1947) p. XX.

1605. — Genfangster i Danmark 1900—1955 af Fugle ringmaerkede i Udlandet. Dansk Orn. For. Tidsskr. **52** (1958) 187.

1606. Asmussen, J. P.: Iagttagelser fra Vadefugle-Efterårstraekket i Åbenråegnen 1942—1949. Flora og Fauna **57** (1951) 108.

1607. Behrends, O.: Maritimt sommertraek over det östlige Sönderjylland. Flora og Fauna **61** (1955) 1—16.

1608. Blume, C. A., T. Frölich und B. Palm: Dansk Fugleforskning **III—IV** (1952) p. 8 (d. J. Jürgensen in litt.).

1609. Gernå, J.: Interessant Fugleliv i Utterslev Mose ved Köbenhavn. Dansk Orn. For. Tidsskr. **32** (1938) 161—162.

1610. Hagerup, A.: Meddelelser fra de Danske Ornithologiske Stationer for 1910. Dansk Orn. For. Tidsskr. **5** (1911) 165.

1611. Hansen, E., und N. Christensen: Forårstraekket over Skagen. Dansk Orn. For. Tidsskr. **48** (1954) 164.

1612. Hansen, L.: Birds killed at lights in Danmark 1886—1939. Videnskab. Medd. Dansk naturh. For. **116** (1954) p. 288, 314 und 344.

1613. Helms, O.: Ornithologische Beobachtungen aus Haslev, Danmark. Aquila **9** (1902) 198.

1614. — Nakkebölle Inddaemning og dens Fugleliv. Dansk Orn. For. Tidsskr. **36** (1942) 23 bis 24.

1615. —, und A. Christiansen: Nogle Iagttagelser fra Christiansö i 1935. Dansk Orn. For. Tidsskr. **30** (1936) 151 und 153.

1616. Hörring, R.: Fuglene ved de danske Fyr i 1933. 51de Aarsberetning om danske Fugle. Videnskab. Medd. Dansk naturh. For. **98** (1935) 264.

1617. — 1937. 55de —. **102** (1939) 248.

1618. — Fortsatte Resultater af Ringmaerkingerne i 1931—41. Videnskab. Medd. Dansk naturh. For. **105** (1942) 426.

1619. Jacobsen, J. R.: Ekskursion til Kysing fjord 6. marts 1960. Dansk Orn. For. Tidsskr. **55** (1961) p. XXI.

1620. Jenkins, D., und J. C. T. Nisbet: Fugletraekket ved Blåvandshuk, september 1954. Dansk Orn. For. Tidsskr. 49 (1955) 176—177.

1621. Johansen, H.: Fortsatte Resultater af Ringmaerkingerne i 1931—45. Videnskab. Medd. Dansk naturh. For. **109** (1946) 221.

1622. — 1931—47. **111** (1949) 175.

1623. — 1931—49 og 1931—50. **114** (1952) 323—325.

1624. — 1931—51 og 1931—52. **117** (1955) 369—376.

1625. — 1953 og 1954. **121** (1959) 100—109.

1626. — 1955 og 1956. **123** (1960) 156—166.

1627. Koefoed, A., und F. B. Jörgensen: Ekskursion til Saltbaekvig 18. September 1932. Dansk Orn. For. Tidsskr. **26** (1932) 178.

1628. Krabbe, T.: Udflugt til Kongelunden og Amagers Sydkyst 10. Sept. 1922. Dansk Orn. For. Tidsskr. **16** (1922) 141.

1629. — 7. Sept. 1924. **18** (1924 b) 170—171.

1630. — 20. Sept. 1925. **19** (1925 b) 150—151.

1631. K(rüger), C.: Saltbaekvig 7. September 1947. **42** (1948 b) p. XX.

1632. Lange, H.: Fugleliv i Ribes Omegn. Viborg 1919 p. 37.

1633. Lassen, A.: Fuglelivet ved Nymindegab. Dansk Orn. For. Tidsskr. **11** (1917) 138.

1634. Overgaard, C.: Herningegnens Fugleliv. Danske Fugle **4** (1932/37) 141.

1635. Petersen, E.: Saltbaekvig 13. September 1936. Dansk Orn. For. Tidsskr. **30** (1936) 245.

1636. Salomonsen, F.: Fugletraekket over Danmark. Kopenhagen 1938 p. 152.

1637. — Fugletraekket og dets gåder. Kopenhagen 1953 p. 160—161.

1638. Skovgaard, P.: Dansk Ornithologisk Centrals Ringmaerkninger. Danske Fugle **3** (1930/31 a) 5.

1639. — Mindre Meddelelser. Danske Fugle **3** (1930/31 b) 120—121.

1640. — Dansk Orn. Centrals Ringmaerkinger II. Danske Fugle **4** (1932—37 a) 168—169.

1641. — III. **4** (1932—37 b) 256.

1642. — IV. **5** (1942) 24.

1643. Tåning, A. V.: Ynglefuglenes Traek til og fra Tipperne. Dansk Orn. For. Tidsskr. **35** (1941) 199—202.

1644. Tebbutt, C. F.: Migration Notes in the North Sea, July, 1938. Brit. Birds **32** (1938) 113.

1645. Wittrup-Jensen, C. J.: Römö 23 og 24. october 1954. Dansk Orn. For. Tidsskr. **49** (1955) p. XX.

Darüber hinaus wurden folgende Schriften sekundär erwähnt:

9. Goebel, H.: Orn. Jb. **13** (1902) 110—111, 121; 14. Hortling: Kócsag **6** (1933) 4, 82; 15. Janda: Orn. Jb. **14** (1903) 108; 30. Wessel, A.: Tromsö Mus. Årshefter **27** (1904) 84; 116. Durango, S.: Fauna och Flora **39** (1944) 158; 127. Flach, B.: Fauna och Flora **48** (1953) 85—86; 249. Bergman, G.: Acta Zool. Fenn. **23** (1939) div. pp.; 271. Hortling, I.: Orn. Fenn. **6** (1929 a) 108; 272. — Orn. Handbok, Helsingfors (1929 b) p. 837—840; 278. Linkola, P.: Orn. Fenn. **30** (1953) 75; 299. Palmgren, R.: Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. **38** (1913) 2, p. 152—153; 303. Putkonen, T.: Ann. Zool. Vanamo **9** (1942) nr. 2, p. 20, 78; 304. Sandman, J.: Medd. Soc. Fauna Fl. Fenn. **17** (1892) 231—232; 319. Buchwald, N.: Dansk Orn. For. Tidsskr. **23** (1929) 13—14; 322. Christiansen, A.: Dansk Orn. For. Tidsskr. **33** (1939) 178; 332. Harboe, J.: — **33** (1939) 20; 339. Helms, O.: — **10** (1915) 17; 340. —: — **12** (1918) 130—131; 350. Holstein, V.: — **20** (1926) 79—80; 352. —: — **47** (1953) 232; 371. Löppenthin, B.: — **50** (1936 a) 201; 393. Petersen, E.: — **37** (1943) 71; 397. Preuss, N.: — **52** (1958) 77; 404. Salomonsen, F.: — **34** (1940) 26, 34; 1291. Andersen, O. B.: — **44** (1950) 176—177; 1329. Hansen, L.: — **44** (1950) 177; 1547. Kolthoff, G.: Festskrift för Lilljeborg (1896) p. 128; 1577. Svärdson, G.: Vår Fågelv. **11** (1952) 164, 174.

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Herre)

Histochemische Untersuchungen an den Pansenzotten eines Hausyaks, *Bos mutus* f. grunniens L.[1]

Von

Helmut Schulz[2]

Mit 6 Abbildungen

(Eingegangen am 15. Januar 1963)

I. Einleitung

Im Rahmen einer umfassenden histologischen und histochemischen Untersuchung der cardialen Gebiete der Säugetiermagen ist in früheren Arbeiten gezeigt, daß in der Pansenmukosa der Ruminantia zahlreiche Enzyme in z. T. recht großer Menge vorkommen, deren Kombination und Verteilung auf ihre Beteiligung an Nahrungsresorptions- und Ionenaustauschvorgängen in diesem Magenabschnitt hinweisen (Schulz 1962 a, 1962 b). Bei weiterer Verfolgung dieses Problemkomplexes ist nunmehr auch die Pansenschleimhaut von *Bos mutus* f. grunniens L. untersucht worden. Hierbei konnten bemerkenswerte Unterschiede im Enzymbestand gegenüber den bisher von mir bearbeiteten Arten (Hausrind und Giraffe) festgestellt werden. Außerdem war es möglich, durch die Anwendung eines empfindlicheren histochemischen Nachweises auch Monoaminoxydase in der Pansenschleimhaut eines Ruminantiers nachzuweisen.

II. Material und Methodik

Zur Untersuchung gelangte ein 15 Jahre alter Hausyakbulle, der wegen seines hohen Alters und seiner ausgesprochenen Freßunlust getötet werden mußte und dem Institut für Haustierkunde freundlicherweise vom Tierpark C. Hagenbeck in Hamburg zur Verfügung gestellt wurde.

Folgende Enzymnachweise wurden durchgeführt: Cytochromoxydase nach Gräff (1936)[3], Succinodehydrase nach Goebel und Puchtler (1955), Peroxydase nach Lillie und Burtner (1953), saure Phosphatase nach Grogg und Pearse (1952), alkalische Phosphatase nach Gomori (1951), α-Naphthylacetatesterase nach Gomori (1950), Leucinaminopeptidase nach Nachlas, Crawford und Seligman (1956), Acetylcholinesterase nach Koelle (1955), Aminoxydase nach Glenner, Burtner und Brown (1957), α-Glucosidase nach Rutenburg, Lang, Goldberg und Rutenburg (1958), Carboanhydrase nach Häusler (1958). Außerdem wurde die Verteilung der Lipide mit Hilfe von Sudanschwarz B und der Plasmalreaktion bestimmt.

---

[1] Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

[2] Dr. Helmut Schulz, Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität.

[3] Die Arbeitsanweisungen für die histochemischen Enzymtests sind den Werken von Pearse (1960), Lison (1960), Gomori (1952) sowie dem Handbuch für Histochemie entnommen. Es erübrigt sich aus diesem Grunde eine Aufführung der in diesem Abschnitt genannten Autoren im Literaturverzeichnis.

III. Untersuchungsbefunde

Makroskopisch gleicht die Pansenschleimhaut des Yaks weitgehend der des Hausrindes. Große Flächen des Pansens sind bedeckt von zahlreichen, recht stark pigmentierten, zungenförmigen Zotten, welche eine Länge von etwa 15 mm erreichen können. Der mikroskopisch-anatomische Bau dieser Pansenzotten ist ebenfalls weitgehend identisch mit dem der Rinder-Pansenzotten, so daß hier auf eine Darstellung dieser allgemeinen bekannten Verhältnisse verzichtet werden kann. Im Zentrum der Betrachtungen sollen hier die histo-enzymologischen Befunde an der Lamina epithelialis stehen. Die Lamina propria der Pansenzotten wird wegen ihrer geringen Bedeutung für die Nahrungsresorption nur in einigen wenigen Fällen näher behandelt.

Cytochromoxydase, Succinodehydrase, Monoaminoxydase (Abb. 1). Diese drei Enzyme weisen eine fast identische Verteilung auf, so daß sie hier als Gruppe zusammengefaßt aufgeführt werden können.

Ihre höchste Aktivität findet sich in den basalen Partien des Stratum germinativum und nimmt nach apikal sukzessiv ab. In der Nähe des Stratum granulosum fehlt eine Enzymaktivität schon fast vollkommen und ist im Stratum corneum überhaupt nicht mehr nachweisbar. Dieser Befund stimmt für die Atmungsenzyme vollkommen überein mit den Beobachtungen an Hausrind und Giraffe, und es darf hieraus gefolgert werden, daß auch in den Pansenzotten des Hausyaks lebhafte, energieverbrauchende Stoffwechselvorgänge stattfinden. Die in dieser Gruppe mit aufgeführte Monoaminoxydase ist durch die Anwendung der empfindlichen Nachweismethode nach Glenner, Burtner und Brown (1957) erstmals in der Pansenschleimhaut eines Ruminantiers nachgewiesen. Eine Gegenprobe mit der von mir bei der Untersuchung von Hausrind und Giraffe angewendeten Methode nach Blaschko und Hellmann (1953) ergab einen negativen Reaktionsausfall. Es ist hieraus zu folgern, daß Monoaminoxydase möglicherweise auch in den Magen dieser Tiere vorkommt und daß sie nur aus methodischen Gründen nicht nachgewiesen worden ist. Die Reaktion auf Monoaminoxydase ist in der Lamina epithelialis des Yakmagens außerordentlich stark. Es ist anzunehmen, daß dieses Enzym bei dem für den Ersatz der stetig abschilfernden Epithelzellen notwendigen lebhaften Stoffwechsel eine Rolle spielt. Ergänzend sei hinzugefügt, daß die genannten drei Enzyme von Montagna und Ellis (1962) auch in der normalen menschlichen Haut in der gleichen Anordnung beobachtet sind, wie sie in der Pansenmukosa vorkommen. Eigene vergleichende Untersuchungen haben aber gezeigt, daß die Zellaktivität in der Pansenmukosa wesentlich größer ist als in der Haut von Säugetieren (Maus, Ratte, Meerschweinchen).

Alkalische Phosphatase (Abbildung 2)

Die oberen Schichten des Stratum spinosum und die Zellen der Körnerschicht weisen eine kräftige Phosphataseaktivität auf. Diese nimmt nach basal stark ab, und schon die mittleren Zellagen des Stratum spinosum scheinen inaktiv zu sein. Diese Verteilung stimmt überein mit der beim Hausrind. Sie steht aber im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Giraffe, wo keinerlei alkalische Phosphatase in der Lamina epithelialis zu beobachten war. In der Haut des Menschen soll nach Montagna und Ellis (1962) — außer in den Kapil-

laren und in der Übergangszone zwischen Epidermis und Schleimhäuten — ebenfalls keine alkalische Phosphatase vorkommen. Es besteht hier demzufolge ein offensichtlicher Unterschied im Enzymgehalt zwischen der Lamina epithelialis des Pansens von Hausyak und Hausrind und der normalen Haut.

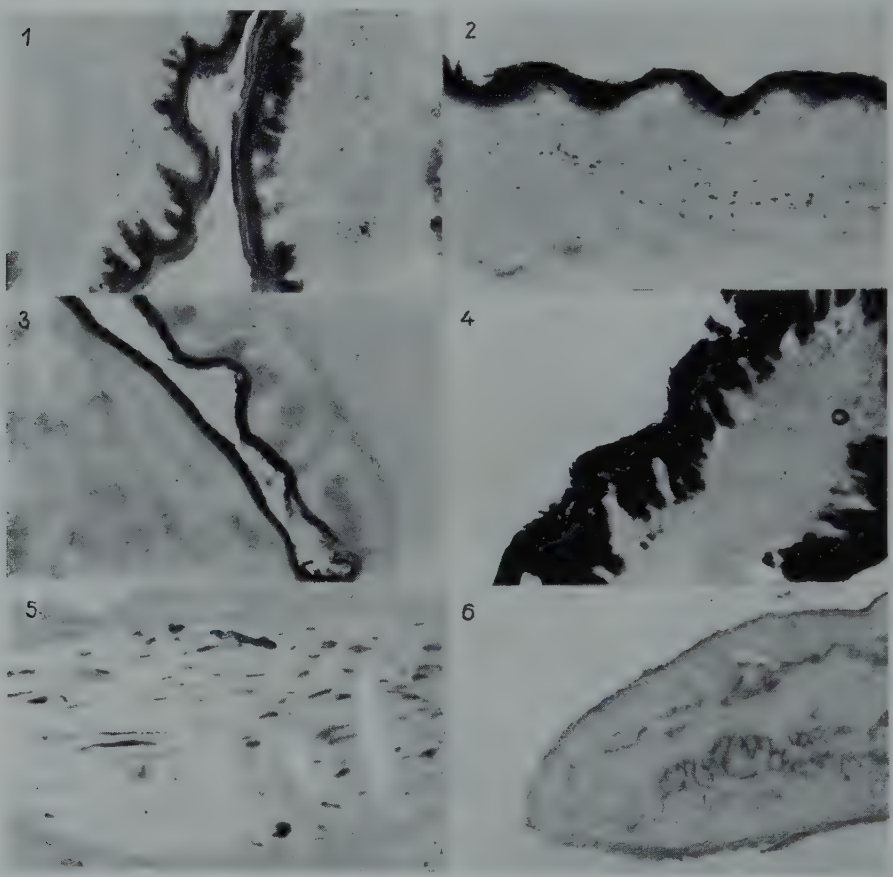


Abb. 1. Monoaminoxydase im Pansenepithel des Hausyaks
Abb. 2. Alkalische Phosphatase. Vergr. 40 ×
Abb. 3. Saure Phosphatase. Vergr. 40 ×
Abb. 4. α-Naphthylacetatesterase. Vergr. 40 ×
Abb. 5. Cholinesterase in der Muskelschicht des Pansens. Vergr. 40 ×
Abb. 6. Cholinesterase in einer Pansenzotte. Vergr. 40 ×

Saure Phosphatase (Abbildung 3)

Eine schwache bis mittelstarke Reaktion in allen Zellagen zwischen dem Stratum basale und dem Stratum granulosum ist für dieses Enzym kennzeichnend. Die höchste Aktivität findet sich in der Zone des Stratum granulosum. Die gleiche Verteilung ist auch beim Hausrind und — in abgewandelter Form — auch bei der Giraffe vorhanden. Das von MONTAGNA und ELLIS (1962) ver-

mittelte Bild von der Verteilung der sauren Phosphatase in der menschlichen Haut deckt sich somit im wesentlichen mit dem, welches ich in der Pansenmukosa der Ruminantier gefunden habe.

α-Naphthylacetatesterase (Abbildung 4)

Sehr große Mengen dieses Enzyms kommen in allen Schichten der Lamina epithelialis vor. Ein Aktivitätsmaximum findet sich in der Zone des Stratum granulosum. Die Verteilung ist also bei Hausyak, Hausrind und Giraffe identisch. Nach MONTAGNA und ELLIS (1962) ist α-Naphthylacetatesterase in der Haut des Menschen nur in mäßig großer Menge zu beobachten. Es ist aus diesem Grunde anzunehmen, daß diese Esterase in der Mukosa des Pansens ein größeres Aufgabengebiet zu bewältigen hat als in der normalen Haut, worauf auch schon ARVY (1962) hingewiesen hat.

Cholinesterase (Abbildungen 5 und 6)

Cholinerge Nervenfasern finden sich in großer Zahl in der Muskelschicht des Pansens. In den Pansenzotten sind sie dagegen nur vergleichsweise schwach in einer schmalen Zone unterhalb der Lamina epithelialis vertreten. In der Epithelschicht selbst ist dieses Enzym jedoch nicht nachzuweisen.

Carboanhydrase

Sie kommt in den Epithelschichten des Yakmagens nur in recht geringer Menge vor. Die höchste Aktivität ist in den basalen Schichten des Stratum germinativum zu beobachten und nimmt von hier aus nach apikal stark ab. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den bisher von mir gemachten Beobachtungen an der Mukosa von Hausrind und Giraffe, bei denen große Mengen von CAH in der Lamina epithelialis vorkommen. Da Carboanhydrase m. E. einen wesentlichen Anteil an den Ionenaustauschvorgängen im Zusammenhang mit der Nahrungsresorption hat, und da dieses Enzym bei zwei systematisch, relativ weit entfernt stehenden Spezies (Hausrind und Giraffe) sowohl in gleicher Anordnung als auch in vergleichbar großer Menge enthalten ist, kann angenommen werden, daß das fast völlige Fehlen des Fermentes im Magen des Yaks — also einem nahen Verwandten des Hausrindes — auf einen abnormen (pathologischen) Zustand zurückzuführen ist. Diese Vermutung findet einen gewissen Hinweis in der Tatsache, daß das untersuchte Tier, wie eingangs erwähnt, nur sehr wenig fraß und deshalb getötet werden mußte.

Peroxydase, DOPA und α-Glucosidase. Diese Enzyme waren in der Lamina epithelialis nicht nachweisbar.

Lipide

In allen Zellagen der Epithelschicht kommen große Mengen von Lipiden vor, von denen ein Teil zur Gruppe der Plasmalogene gehört.

Zusammenfassung und Diskussion

Zur Erweiterung der Kenntnisse vom Enzymbestand der Pansenmukosa der Ruminantier wurde der Magen eines Hausyaks, *Bos mutus* f. grunniens L., histo-enzymologisch untersucht. Es konnte hierdurch gezeigt werden, daß bei Hausyak, Hausrind und Giraffe eine Reihe von Enzymen in weitgehend identischer Verteilung innerhalb der Lamina epithelialis des Pansens vorkommt: Cytochromoxydase, Succinodehydrase, Leucinaminopeptidase und α-Naphthylacetatesterase.

Alkalische und saure Phosphatase weisen bei den nahe verwandten Hausrindern und dem Hausyak eine gleiche Verteilung auf. Bei der Giraffe fehlt im Unterschied zu diesen Arten die alkalische Phosphatase vollkommen, die saure Phosphatase ist bei ihr dagegen in größerer Menge vorhanden.

Das Vorkommen von Monoaminoxydase in der Pansenmukosa eines Ruminantiers wird erstmals beschrieben. Es wird aber angenommen, daß auch Hausrind und Giraffe dieses Enzym in der Magenwand besitzen. Eine auffällige Unregelmäßigkeit im Auftreten von Carboanhydrase führt zu der Annahme, daß bei dem untersuchten Hausyak abnorme Verhältnisse vorlagen und fordert zu weiteren Untersuchungen über die Verteilung dieses Enzyms in der Pansenwand von Ruminantiern heraus.

Schrifttum

Arvy, L.: Histochemie des Enzymes impliqués dans la digestion, dans la série animale. Handbuch der Histochemie VII/2, G. Fischer, Stuttgart 1962.

Blaschko, H., und K. Hellmann: Pigment formation from tryptamine and 5-hydroxytryptamine in tissues: A contribution to the histochemistry of amine oxydase. J. Physiol. **122** (1953) 419—427.

Glenner, G. G., H. J. Burtner und G. W. Brown: The histochemical demonstration of monoamine oxydase activity by tetrazolium salts. J. Histochem. Cytochem. **5** (1957) 591—600.

Gomori, G.: Microscopic histochemistry. University of Chicago Press, Chicago 1952.

Lison, L.: Histochimie et Cytochimie animales. Gauthier-Villars, Paris 1960.

Montagna, W., und R. A. Ellis: Histochemistry of enzymes in the skin. Handbuch der Histochemie VII/2, G. Fischer, Stuttgart 1962.

Pearse, A. G. E.: Histochemistry, theoretical and applied. Churchill, London 1960.

Schulz, H.: Mikroskopisch-anatomischer Bau und Enzymbestand der Pansenzotten von *Giraffa camelopardalis* (L.). Zool. Anzeiger **169** (1962 a).

— Histo-enzymologische Beobachtungen an den Pansenzotten des Rindes. Zool. Anzeiger **169** (1962 b).

Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität Frankfurt am Main
(Direktor: Prof. Dr. med. D. Starck)

Quantitative Untersuchungen an *Mus musculus domesticus* Rutty 1772[1,2]

(Absolute und relative Gewichte von Gehirn, Herz, Lunge, Leber, Milz, Nieren und Hoden)

Von

Heinz Jürgen Nord[3]

Mit 2 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 9. Januar 1963)

A. Einleitung, Fragestellung

In seinen quantitativen Untersuchungen über die Albinomaus (erbreiner Stamm „Agnes Bluhm") veröffentlichte Seeliger (1960) Körpergewichte und Organgewichte von 204 männlichen und weiblichen Labormäusen und berechnete die Allometriekonstanten. Diese Arbeit liefert die Grundlage, auf der eine Analyse der exogenen Faktoren, welche die Organgewichte beeinflussen, aufgebaut werden kann (Class 1961, Frick 1961). Wir kennen somit Organgewichte von Labormäusen unter normalen und unter experimentell veränderten Bedingungen. Erstaunlicherweise fehlt jedoch eine quantitative Untersuchung der Hausmaus, *Mus musculus*, der wilden Stammform der Albinomaus. Die Kenntnis der Organproportionen bei Vertretern dieser Art ist um so wünschenswerter, als ein Vergleich der Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewichten von im Hausstand gehaltenen Säugetieren mit den Daten der entsprechenden Wildform wesentliche Einblicke in das Domestikationsgeschehen vermittelt (Klatt 1912; Herre 1936, 1955, 1958, 1959a, b; Röhrs 1961) und Hinweise auf die Umweltbeeinflußbarkeit der Organgrößen gibt.

Die Labormaus kann nach den derzeit gültigen Kriterien ohne Frage als domestiziert angesehen werden (Frick und Nord 1963). Sie wird in sexueller Isolation gegenüber ihrer Wildform gehalten und ist einer künstlichen Selektion unterworfen. Ernährungs- und Fortpflanzungsverhältnisse sind durch eine Reihe von Generationen vom Menschen willkürlich beeinflußt. Der von uns herangezogene Vergleichspartner, die westliche Hausmaus *Mus musculus domesticus* Rutty 1772, ist jedoch keine echte Wildform (Schwarz und Schwarz 1943), sondern muß als eine kommensale Unterart betrachtet werden (Zimmermann 1950). Die westliche Hausmaus ist allerdings der natür-

[1] Thema und Leitung der Arbeit: Prof. Dr. H. Frick.

[2] Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

[3] Heinz Jürgen Nord, Dr. Senckenbergisches Anatomisches Institut der Universität, Frankfurt/Main, Ludwig-Rehn-Str. 14.

lichen Selektion nicht entzogen. Ihre Fortpflanzung wird vom Menschen nicht willkürlich gesteuert. Sie dringt zwar in den vom Menschen gestalteten und erweiterten Lebensraum ein, jedoch wird daraus kein wechselseitiger Nutzen gezogen. Nach den heutigen Vorstellungen (Röhrs 1961) kann somit die kommensale Hausmaus nicht als domestiziert angesehen werden. Sie stellt eine Zwischenstufe im Übergang von der Wildform zum Haustier dar.

Haustiere zeigen im Vergleich zur Wildform eine Minderung vieler Organgrößen, die als typische Domestikationserscheinung angesehen wird und bei verwilderten Haustieren reversibel sein soll (Herre 1959, Röhrs 1961). Bisher wurde noch nicht geprüft, ob gleichartige, vom Körpergewicht unabhängige Organgewichtsdifferenzen auch zwischen domestizierten Tieren und ihrer kommensalen Stammform bestehen. Der Klärung dieser Frage, die für das Verständnis der Domestikationsveränderungen von Bedeutung ist, soll die vorliegende Untersuchung dienen.

B. Material und Methode

Quantitativ untersucht wurden 298 Individuen der westlichen Hausmaus *Mus musculus domesticus* Rutty 1772 (138 ♂♂, 160 ♀♀), die von September 1960 bis April 1961 und von September 1961 bis Februar 1962 auf dem Gelände des Zoologischen Gartens der Stadt Frankfurt am Main lebend gefangen wurden.[4]

Es wurden nur Tiere mit einem Nettokörpergewicht über 6 g ausgewertet, die weder bei makroskopischer Betrachtung noch in ihrem Verhalten Anzeichen einer Erkrankung erkennen ließen. Gravide oder laktierende Weibchen wurden nicht in die Stichprobe aufgenommen.

Die Tiere wurden durch überdosierte Äthernarkose getötet, gewogen und nach der von Klemmt (1960) angegebenen Methode einheitlich präpariert. Das Herz wurde an den Ein- und Austrittsöffnungen der großen Gefäße abgetrennt und nach sorgfältiger Entfernung aller Blutreste gewogen (Methode Müller 1883), die Medulla oblongata in Höhe des Foramen occipitale magnum durchtrennt und das Gehirn aus dem Schädelkavum entnommen. Um ein Austrocknen zu verhindern, wurden alle Organe unmittelbar nach der Präparation gewogen (Ablesemöglichkeiten an der Waage 1 mg). Die Körper- und Lebergewichte bestimmten wir auf 10 mg genau, die übrigen Organgewichte wurden auf 5 mg auf- oder abgerundet. Eine größere Genauigkeit erschien uns bei der durch die Präparation bedingten Fehlergröße nicht sinnvoll.

Das Nettokörpergewicht ermittelten wir, indem wir das Gewicht des Magen-, Darm- und Blaseninhaltes vom Bruttokörpergewicht abzogen.

C. Berechnungen

Das Allometrieprinzip wird ausgedrückt durch die Gleichung

$$y = b x^a, \tag{1}$$

die in logarithmierter Form lautet:

$$Y = aX + \log b \qquad (X = \log x, Y = \log y) \tag{2}$$

[4] Den Herren Prof. Dr. Grzimek und Dr. Faust danke ich für die freundliche Erlaubnis.

Das besagt: Wird eine Variable y (in unserem Falle das Gewicht eines Organs) doppellogarithmisch aufgetragen gegen eine Variable x (hier das Gewicht des Gesamtorganismus), so ergibt sich als die den Meßwerten am besten angepaßte Linie eine Gerade. a bestimmt die Neigung dieser Allometriegeraden (Tangente des Neigungswinkels, $a = \text{tang } \alpha$), b den Wert für y eines extrapolierten Wertes $x = 1$.

Ist $a > 1$, so nimmt y schneller zu als x, das entsprechende Organ zeigt positive Allometrie; bei $a = 1$ verändern sich beide Organe gleich schnell oder isometrisch. Bei $a < 1$ bleibt die Größenänderung von y gegenüber x zurück (negative Allometrie von y).

Die Vorstellung, die dem Allometrieprinzip zugrunde liegt, wird besonders deutlich, wenn man einem Vorschlag von v. BERTALANFFY (1957) folgend (1) nach dt differenziert.

$$\frac{dy}{dt} = a \frac{dx}{dt} \cdot \frac{y}{x} \tag{3}$$

Das besagt, daß der Teil y vom Zuwachs des Gesamtorganismus (dx/dt) einen Teil erhält, der seinem Verhältnis zum Gesamtorganismus (y/x) proportional ist. In diesem Fall repräsentiert die Allometriekonstante a einen Verteilungskoeffizienten, der die Fähigkeit von y anzeigt, sich einen gewissen Anteil des Gesamtzuwachses zu sichern.

Korrekterweise darf der Ausdruck „Allometrisches Wachstum" nur auf wachstumsbedingte Größenänderungen zwischen Teilen eines Organismus bezogen werden, nicht aber wie hier auf Größenbeziehungen zwischen Organen und Gesamtorganismus bei einer Individuengruppe (LUDWIG 1958, FRICK 1959), jedoch ist auch für diese Regressionen die Bezeichnung „intraspezifische Allometrie" (RÖHRS 1959) oder „Allomorphosis" (HUXLEY, NEEDHAM and LERNER 1941) fast allgemein üblich.

Der Allometrieexponent a wurde als Regressionskoeffizient der beiden Variablen log Nettokörpergewicht (= X) und log Organgewicht (= Y) errechnet (vgl. BRODY 1945, v. BERTALANFFY 1957, FRICK 1957 b):

$$a = \frac{\sum_{i=1}^{n} (X_i - \overline{X})(Y_i - \overline{Y})}{\sum_{i=1}^{n} (X_i - \overline{X})^2} \tag{4}$$

Entsprechend einem Vorschlag von WETTE (1959) bestimmten wir auch den Wert a^*, der den Steigungswinkel der Diagonalgeraden organischer Korrelation angibt:

$$a^* = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (Y_i - \overline{Y})^2}{\sum_{i=1}^{n} (X_i - \overline{X})^2}} \tag{5}$$

Die Standardabweichung von $a = s_a$ wurde berechnet:

$$s_a = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (Y_i - \overline{Y})^2}{\sum_{i=1}^{n} (X_i - \overline{X})^2}} \cdot \sqrt{\frac{1 - r^2}{n - 2}} \tag{6}$$

Der Korrelationskoeffizient r, der die Größe der Zuordnung der beiden Variablen X und Y darstellt, ergibt sich aus der Formel:

$$r = \frac{\sum_{i=1}^{n} (X_i - \overline{X})(Y_i - \overline{Y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (X_i - \overline{X})^2 \cdot \sum_{i=1}^{n} (Y_i - \overline{Y})^2}} \tag{7}$$

Für den Faktor b der Allometrieformel (= Organkoeffizient, Frick 1957 a), der den Einfluß aller anderen Faktoren angibt, die außer dem Körpergewicht auf das Organgewicht einwirken, gilt:

$$\log b = Y - a X \quad \text{für } b^* \text{ entsprechend:} \quad \log b^* = Y - a^* X \tag{8}$$

Mit Hilfe der Varianzanalyse (nach Williams 1959) prüften wir, ob sich die Regressions- bzw. Organkoeffizienten bei entsprechenden Vergleichspartnern statistisch gesichert unterscheiden, d. h., ob die Steigerung der Regressionsgeraden bzw. ihre Lage im Koordinatensystem überzufällig verschieden ist.

D. Ergebnisse

1. Bruttokörpergewicht, Nettokörpergewicht, Haut- und Eingeweidefett

Das Bruttokörpergewicht (= Bkg.) schwankt in unserer Stichprobe bei der männlichen westlichen Hausmaus zwischen 7,35 g und 31,92 g, bei den Weibchen zwischen 6,64 g und 32,72 g. Das Nettokörpergewicht (= Nkg., Tabelle 1) der Männchen variiert zwischen 6,70 g und 29,43 g, das der Weibchen zwischen 6,35 g und 29,58 g. Das Gewicht des Magen-Darminhaltes betrug bis zu 4,95 g und macht somit bis zu 20% des Bkg. aus. Die Verteilung der Individuen nach dem Nkg. ergibt bei den Männchen unserer Stichprobe eine zweigipflige Kurve, bei den weiblichen Tieren sind die mittleren Gewichtsklassen am stärksten besetzt. Das durchschnittliche Nkg. der männlichen Tiere beträgt 15,5 (± 1,1) g, das der weiblichen Tiere 15,4 (± 1,2) g.

Die Menge von Haut- und Eingeweidefett ist bei den Einzelindividuen recht unterschiedlich. Bei den Männchen fanden wir Werte zwischen 0,10 g und 3,35 g, bei den Weibchen zwischen 0,21 g und 6,57 g. Das Verhältnis von Haut- und Eingeweidefett kann erheblich variieren. Es bestehen keine eindeutigen Beziehungen zwischen Körpergröße und Fettmenge.

2. Gehirn

Die Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei der westlichen Hausmaus (im folgenden abgekürzt „Hausmaus" genannt) wurden von uns bereits in einer gesonderten Veröffentlichung ausführlich gewürdigt (Frick und Nord 1963) und mit den Befunden von Seeliger für die Albinomaus verglichen. Hier seien nur die wesentlichsten Ergebnisse dieser Untersuchung kurz zusammengestellt.

Das absolute Hirngewicht variiert in unserer Stichprobe von *Mus m. domesticus* bei den Männchen zwischen 325 mg und 545 mg, bei den Weibchen zwischen 325 mg und 495 mg (Tabelle 1). Die mittleren Hirngewichte betragen 418 (± 7,9) mg (♂♂) und 415 (± 8,3) mg (♀♀); ein Unterschied zwischen beiden Geschlechtern läßt sich statistisch nicht sichern. Die relativen Hirngewichte, die jeweils für die Klassenmittel berechnet wurden (Klassenbreite 1,5 g), folgen der Reihenregel: schwerere Tiere besitzen ein relativ leichteres Gehirn als Mäuse mit einem geringeren Körpergewicht (Tabelle 2). Bei den Männchen fallen die Werte von 5,54% (Nkg.

Tabelle 1a

Körpergewicht und Organgewichte von *Mus m. domesticus* (♂♂)

Kenn-ziffer	Netto-körper-gewicht	Hirn-gewicht	Herz-gewicht	Lungen-gewicht	Leber-gewicht	Milz-gewicht	Gewicht beider Nieren	Hoden-gewicht	Haut- u. Einge-weide-fett
	g	g	g	g	g	g	g	g	g
M 124	6,70	0,400	0,065	0,085	0,35	0,035	0,110	0,015	0,40
17	7,47	0,375	0,070	0,085	0,35	0,025	0,110	0,015	0,25
16	7,49	0,420	0,060	0,080	0,44	0,025	0,120	0,015	0,21
13	7,61	0,375	0,055	0,070	0,43	0,020	0,075	0,005	0,27
51	7,85	0,400	0,080	0,075	0,43	0,035	0,110	0,005	0,27
44	7,97	0,390	0,080	0,090	0,50	0,065	0,160	0,030	0,40
47	8,54	0,405	0,075	0,085	0,67	0,015	0,145	0,010	0,61
35	8,82	0,400	0,070	0,090	0,48	0,030	0,140	0,025	0,52
28	9,05	0,395	0,055	0,090	0,49	0,045	0,115	0,015	0,98
255	9,21	0,400	0,060	0,070	0,48	0,020	0,130	0,025	0,50
8	9,80	0,400	0,065	0,095	0,45	0,025	0,125	0,065	0,44
281	9,82	0,385	0,080	0,105	0,48	0,020	0,175	0,035	0,43
263	9,82	0,325	0,060	0,050	0,51	0,025	0,150	0,030	1,19
267	9,96	0,385	0,080	0,095	0,62	0,025	0,135	0,025	0,86
33	10,23	0,405	0,065	0,095	0,53	0,035	0,130	0,040	0,29
112	10,44	0,400	0,065	0,095	0,54	0,055	0,150	0,045	0,69
111	10,48	0,380	0,080	0,080	0,53	0,015	0,215	0,100	0,47
4	10,51	0,380	0,065	0,100	0,66	0,025	0,140	0,100	0,65
70	10,58	0,365	0,085	0,090	0,70	0,060	0,145	0,020	0,58
278	10,60	0,385	0,085	0,085	0,67	0,020	0,140	0,025	0,67
5	10,60	0,410	0,055	0,080	0,49	0,015	0,140	0,060	0,54
134	10,63	0,395	0,080	0,125	0,69	0,120	0,155	0,040	0,59
75	10,76	0,410	0,070	0,090	0,68	0,025	0,155	0,050	0,32
2	10,87	0,415	0,065	0,095	0,48	0,025	0,130	0,065	0,58
34	10,87	0,425	0,075	0,090	0,73	0,080	0,175	0,050	0,38
298	10,99	0,400	0,085	0,105	0,61	0,055	0,230	0,065	0,63
11	11,12	0,405	0,065	0,085	0,52	0,015	0,150	0,080	0,53
162	11,13	0,395	0,070	0,095	0,71	0,030	0,175	0,010	1,19
39	11,16	0,375	0,090	0,095	0,84	0,065	0,160	0,015	0,86
115	11,19	0,400	0,080	0,085	0,69	0,035	0,245	0,090	0,70
6	11,35	0,405	0,075	0,100	0,59	0,025	0,170	0,110	0,74
58	11,54	0,390	0,075	0,085	0,69	0,025	0,140	0,075	0,64
3	11,57	0,425	0,065	0,085	0,51	0,020	0,155	0,085	0,49
151	11,60	0,415	0,080	0,135	0,92	0,055	0,180	0,010	1,14
131	11,62	0,405	0,080	0,110	0,88	0,150	0,175	0,090	0,68
37	11,69	0,375	0,065	0,090	0,76	0,100	0,165	0,070	0,33
258	11,76	0,400	0,080	0,085	0,72	0,100	0,155	0,020	1,17
259	11,78	0,410	0,090	0,080	0,91	0,030	0,200	0,080	0,86
26	11,82	0,390	0,070	0,090	0,74	0,040	0,130	0,035	0,55
40	12,18	0,395	0,095	0,105	0,94	0,180	0,195	0,045	0,58
125	12,42	0,435	0,090	0,095	0,69	0,030	0,265	0,120	0,78
148	12,78	0,395	0,090	0,135	0,75	0,115	0,220	0,080	0,68
10	12,86	0,405	0,070	0,095	0,60	0,025	0,145	0,080	0,73
83	12,94	0,390	0,085	0,110	0,71	0,075	0,185	0,025	0,59

Kennziffer	Nettokörpergewicht g	Hirngewicht g	Herzgewicht g	Lungengewicht g	Lebergewicht g	Milzgewicht g	Gewicht beider Nieren g	Hodengewicht g	Haut- u. Eingeweidefett g
29	13,11	0,425	0,090	0,120	0,80	0,095	0,185	0,140	0,57
254	13,36	0,395	0,090	0,085	0,77	0,030	0,180	0,095	1,20
132	13,42	0,420	0,095	0,125	1,10	0,235	0,180	0,040	1,30
149	13,49	0,405	0,090	0,105	0,86	0,050	0,210	0,155	0,84
1	13,75	0,380	0,095	0,110	0,77	0,025	0,215	0,135	0,62
133	13,82	0,400	0,120	0,080	0,88	0,045	0,235	0,135	0,94
56	14,07	0,380	0,120	0,120	1,30	0,060	0,245	0,095	0,46
174	14,13	0,410	0,080	0,135	0,97	0,230	0,265	0,105	0,92
292	14,38	0,415	0,110	0,105	0,91	0,040	0,235	0,120	1,99
288	14,70	0,395	0,110	0,110	0,89	0,030	0,250	0,090	1,78
139	14,75	0,395	0,090	0,120	0,65	0,120	0,185	0,115	0,81
213	14,78	0,395	0,085	0,125	0,91	0,170	0,210	0,030	1,83
97	14,93	0,430	0,095	0,115	1,00	0,085	0,255	0,085	0,72
25	15,14	0,440	0,085	0,115	0,75	0,035	0,190	0,130	0,61
256	15,21	0,425	0,100	0,120	1,12	0,245	0,190	0,065	1,85
100	15,49	0,440	0,100	0,115	0,90	0,075	0,245	0,080	1,09
205	15,50	0,400	0,085	0,120	1,20	0,200	0,230	0,045	1,65
206	15,50	0,425	0,125	0,170	1,22	0,320	0,335	0,145	0,73
62	15,60	0,410	0,110	0,105	0,96	0,095	0,205	0,095	1,40
234	15,65	0,405	0,135	0,165	1,36	0,225	0,300	0,100	1,23
87	15,66	0,460	0,100	0,120	0,86	0,060	0,400	0,125	0,44
198	15,80	0,405	0,100	0,150	1,37	0,170	0,230	0,060	1,76
184	15,82	0,410	0,090	0,110	1,31	0,195	0,265	0,115	1,46
284	15,87	0,415	0,115	0,120	0,98	0,035	0,255	0,105	1,55
102	15,93	0,430	0,115	0,110	0,97	0,075	0,285	0,115	0,65
238	16,14	0,390	0,095	0,130	1,14	0,085	0,230	0,110	1,29
207	16,21	0,415	0,095	0,160	1,14	0,180	0,240	0,035	1,87
137	16,37	0,425	0,105	0,140	1,19	0,250	0,265	0,160	1,19
204	16,38	0,410	0,100	0,140	1,06	0,135	0,230	0,060	1,70
202	16,46	0,390	0,105	0,135	1,36	0,350	0,295	0,130	1,06
241	16,53	0,410	0,115	0,135	1,67	0,325	0,235	0,050	1,70
187	16,57	0,400	0,150	0,185	1,64	0,270	0,335	0,050	0,91
73	16,62	0,405	0,120	0,115	0,92	0,110	0,415	0,115	0,46
253	16,63	0,395	0,125	0,135	0,91	0,135	0,240	0,070	1,89
88	16,88	0,455	0,115	0,105	1,00	0,070	0,225	0,100	1,63
78	16,88	0,435	0,105	0,125	1,44	0,060	0,320	0,135	0,73
251	16,97	0,375	0,090	0,115	1,03	0,225	0,225	0,110	2,09
117	17,02	0,430	0,120	0,115	1,18	0,045	0,295	0,150	1,08
104	17,20	0,420	0,145	0,125	0,84	0,065	0,305	0,130	0,38
22	17,21	0,435	0,105	0,125	1,01	0,065	0,210	0,140	1,44
106	17,25	0,435	0,110	0,115	1,05	0,105	0,270	0,125	1,31
94	17,28	0,470	0,115	0,135	1,12	0,065	0,345	0,115	0,64
194	17,30	0,395	0,110	0,150	1,36	0,200	0,340	0,125	1,44
285	17,37	0,395	0,105	0,120	1,06	0,045	0,250	0,085	2,29
90	17,43	0,425	0,115	0,125	0,89	0,050	0,320	0,130	0,65
250	17,45	0,395	0,110	0,140	1,00	0,175	0,275	0,140	2,02
120	17,48	0,435	0,110	0,140	1,25	0,290	0,235	0,160	1,67

Kennziffer	Nettokörpergewicht	Hirngewicht	Herzgewicht	Lungengewicht	Lebergewicht	Milzgewicht	Gewicht beider Nieren	Hodengewicht	Haut- u. Eingeweidefett
	g	g	g	g	g	g	g	g	g
76	17,53	0,405	0,120	0,155	1,12	0,085	0,470	0,105	0,84
233	17,67	0,435	0,135	0,170	0,95	0,315	0,365	0,130	1,17
121	17,68	0,475	0,110	0,175	2,13	0,295	0,405	0,175	0,88
171	17,77	0,450	0,130	0,180	1,71	0,295	0,380	0,115	1,01
128	17,99	0,430	0,115	0,120	0,95	0,040	0,305	0,140	1,14
105	18,04	0,450	0,105	0,125	1,00	0,075	0,260	0,125	1,18
85	18,17	0,425	0,110	0,130	0,94	0,080	0,270	0,125	1,22
38	18,29	0,400	0,135	0,145	1,20	0,165	0,245	0,170	0,91
74	18,31	0,420	0,120	0,115	1,02	0,030	0,270	0,135	0,67
283	18,37	0,445	0,150	0,165	0,95	0,070	0,380	0,125	1,07
228	18,41	0,415	0,120	0,140	1,39	0,070	0,305	0,175	2,02
280	18,43	0,470	0,145	0,135	1,06	0,110	0,315	0,145	1,02
224	18,61	0,435	0,125	0,150	1,75	0,240	0,275	0,055	1,61
169	18,76	0,445	0,140	0,160	1,62	0,235	0,430	0,120	1,32
84	18,84	0,430	0,125	0,125	1,14	0,095	0,340	0,110	0,88
275	18,90	0,485	0,140	0,160	0,98	0,105	0,420	0,170	0,89
265	18,92	0,450	0,155	0,145	1,08	0,160	0,375	0,155	1,20
101	18,97	0,430	0,100	0,140	1,06	0,125	0,325	0,165	0,81
270	19,02	0,490	0,150	0,145	1,09	0,115	0,350	0,150	0,95
60	19,11	0,420	0,135	0,125	1,10	0,095	0,200	0,120	2,20
86	19,11	0,465	0,140	0,130	0,99	0,060	0,340	0,160	0,51
230	19,12	0 440	0,120	0,145	1,44	0,155	0,315	0,125	1,71
222	19,28	0,440	0,130	0,135	1,27	0,070	0,375	0,130	1,48
268	19,42	0,490	0,150	0,165	1,04	0,095	0,455	0,110	0,10
147	19,56	0,395	0,125	0,160	0,94	0,090	0,470	0,140	1,08
200	19,74	0,440	0,115	0,170	1,24	0,140	0,300	0,130	2,09
67	19,79	0,425	0,120	0,130	1,08	0,110	0,275	0,135	1,68
142	19,81	0,405	0,140	0,155	1,75	0,240	0,360	0,145	1,53
114	19,82	0,425	0,110	0,135	1,29	0,165	0,235	0,175	3,09
287	19,82	0,450	0,125	0,130	1,16	0,080	0,415	0,165	1,51
126	20,19	0,440	0,160	0,170	1,06	0,195	0,405	0,130	1,30
161	20,33	0,470	0,125	0,140	1,34	0,135	0,400	0,190	1,40
68	20,42	0,435	0,155	0,145	1,34	0,250	0,330	0,135	1,37
257	20,46	0,435	0,120	0,150	1,10	0,095	0,330	0,120	2,66
245	20,55	0,415	0,135	0,155	1,37	0,385	0,325	0,115	1,31
64	20,57	0,430	0,125	0,150	1,21	0,060	0,325	0,150	1,01
80	20,74	0,435	0,115	0,115	1,19	0,075	0,270	0,095	3,35
262	20,74	0,470	0,155	0,250	1,49	0,055	0,395	0,125	1,52
231	21,02	0,425	0,115	0,150	1,48	0,185	0,330	0,170	2,13
290	21,26	0,465	0,125	0,140	1,11	0,150	0,425	0,145	1,47
185	21,62	0,375	0,130	0,135	1,29	0,150	0,340	0,160	2,61
141	22,19	0,470	0,125	0,145	1,41	0,105	0,410	0,175	1,47
19	22,81	0,460	0,180	0,175	1,28	0,105	0,480	0,170	0,84
156	23,15	0,450	0,110	0,140	1,34	0,090	0,315	0,155	3,16
153	24,82	0,485	0,140	0,170	1,66	0,125	0,500	0,195	1,96
164	25,18	0,445	0,155	0,200	2,56	0,515	0,495	0,160	2,45
271	29,43	0,545	0,205	0,245	1,54	0,070	0,595	0,215	1,48

Tabelle 1b

Körpergewicht und Organgewichte von *Mus m. domesticus* (♀♀)

Kennziffer	Nettokörpergewicht g	Hirngewicht g	Herzgewicht g	Lungengewicht g	Lebergewicht g	Milzgewicht g	Gewicht beider Nieren g	Haut- u. Eingeweidefett g
M 9	6,35	0,325	0,040	0,060	0,28	0,005	0,075	0,29
294	6,60	0,370	0,065	0,070	0,35	0,030	0,140	0,41
15	6,62	0,375	0,045	0,060	0,35	0,015	0,075	0,30
295	6,69	0,380	0,065	0,070	0,33	0,025	0,130	0,48
49	6,94	0,390	0,065	0,085	0,41	0,040	0,130	0,21
14	7,10	0,375	0,055	0,070	0,42	0,020	0,120	0,27
50	7,28	0,395	0,085	0,090	0,41	0,045	0,115	0,25
12	7,48	0,360	0,055	0,075	0,34	0,015	0,115	0,33
209	7,87	0,325	0,050	0,075	0,46	0.040	0,125	0,93
54	7,97	0,380	0,055	0,080	0,46	0,025	0,115	0,33
53	8,01	0,370	0,060	0,080	0,46	0,020	0,105	0,34
143	8,02	0,390	0,065	0,085	0,51	0,035	0,160	0,58
260	8,03	0,345	0,055	0,080	0,38	0,020	0,140	0,37
36	8,21	0,380	0,055	0,080	0,37	0,025	0,150	0,67
27	8,41	0,400	0,055	0,090	0,45	0,035	0,115	0,76
277	8,59	0,410	0,080	0,090	0,53	0,025	0,140	0,38
55	9,00	0,415	0,075	0,095	0,42	0,025	0,140	0,81
279	9,06	0,400	0,085	0,085	0,54	0,035	0,150	0,54
31	9,16	0,390	0,065	0,085	0,50	0,035	0,140	1,03
118	9,22	0,385	0,065	0,095	0,53	0,060	0,120	0,42
18	9,27	0,385	0,085	0,095	0,48	0,025	0,145	0,38
7	9,36	0,375	0,055	0,070	0,40	0,015	0,120	0,48
48	9,43	0,385	0,065	0,090	0,65	0,085	0,145	0,29
276	9,94	0,420	0,085	0,110	0,46	0,040	0,150	0,55
135	10,02	0,385	0,075	0,135	0,74	0,120	0,150	0,58
155	10,20	0,370	0,070	0,085	0,62	0,030	0,170	1,09
42	10,29	0,395	0,085	0,110	0,70	0,110	0,140	0,40
65	10,53	0,380	0,080	0,090	0,58	0,040	0,145	0,23
296	10,60	0,390	0,075	0,095	0,63	0,050	0,190	0,89
45	10,91	0,435	0,095	0,115	0,67	0,025	0,245	0,61
289	10,93	0,335	0,090	0,095	0,54	0,020	0,175	1,63
41	11,14	0,390	0,095	0,125	0,89	0,195	0,195	0,52
266	11,30	0,330	0,085	0,095	0,61	0,035	0,105	0,53
63	11,46	0,395	0,070	0,090	0,62	0,030	0,120	0,92
43	11,51	0,400	0,100	0,115	0,83	0,080	0,170	0,56
32	11,57	0,405	0,070	0,100	0,62	0,030	0,170	0,64
138	11,64	0,410	0,080	0,105	0,87	0,090	0,170	1,02
122	11,64	0,420	0,085	0,105	0,89	0,110	0.165	0,76
113	11,66	0,385	0,085	0,115	0,88	0,170	0,165	0,69
69	11,67	0,410	0,075	0,105	0,75	0,055	0,150	0,49
23	11,68	0,365	0,070	0,090	0,61	0,055	0,125	1,64
57	11,71	0,375	0,100	0,105	0,72	0,085	0,160	0,84
127	11,79	0,410	0,075	0,095	0,57	0,035	0,150	1,03
244	11,85	0,375	0,090	0,125	0,68	0,125	0,195	0,82

Kennziffer	Nettokörpergewicht g	Hirngewicht g	Herzgewicht g	Lungengewicht g	Lebergewicht g	Milzgewicht g	Gewicht beider Nieren g	Haut- u. Eingeweidefett g
20	11,90	0,410	0,085	0,105	0,79	0,090	0,175	0,42
274	12,20	0,400	0,110	0,115	0,71	0,040	0,205	0,79
79	12,24	0,410	0,085	0,095	0,88	0,035	0,165	0,75
165	12,31	0,425	0,075	0,105	0,89	0,040	0,190	1,43
30	12,36	0,395	0,090	0,125	0,74	0,080	0,160	1,13
239	12,43	0,385	0,095	0,115	0,78	0,085	0,210	0,76
168	12,46	0,405	0,075	0,105	0,86	0,060	0,200	1,55
108	12,50	0,375	0,080	0,090	0,60	0,040	0,155	1,35
61	12,78	0,400	0,090	0,110	0,95	0,095	0,165	0,85
272	13,02	0,390	0,110	0,110	0,98	0,045	0,165	1,15
188	13,02	0,415	0,095	0,140	1,31	0,290	0,225	0,91
246	13,06	0,400	0,105	0,155	1,10	0,325	0,215	0,86
210	13,30	0,385	0,080	0,120	0,71	0,115	0,210	1,77
72	13,30	0,390	0,085	0,100	0,79	0,095	0,160	1,02
252	13,40	0,390	0,080	0,120	0,75	0,060	0,195	2,05
59	13,47	0,390	0,090	0,090	0,91	0,065	0,155	1,41
203	13,48	0,375	0,085	0,120	0,93	0,150	0,180	1,72
297	13,75	0,405	0,100	0,105	0,63	0,030	0,205	2,48
240	13,77	0,370	0,100	0,125	1,18	0,255	0,180	1,30
52	13,77	0,465	0,110	0,105	1,00	0,060	0,230	0,87
217	13,83	0,415	0,080	0,120	0,83	0,075	0,215	0,98
218	13,84	0,385	0,075	0,125	0,88	0,105	0,185	1,28
129	13,94	0,440	0,080	0,120	0,64	0,045	0,165	1,09
46	14,02	0,425	0,110	0,150	1,20	0,160	0,225	0,65
24	14,07	0,395	0,090	0,110	0,77	0,055	0,160	1,89
116	14,07	0,430	0,100	0,105	1,05	0,060	0,220	0,95
223	14,10	0,385	0,100	0,125	1,35	0,215	0,205	1,42
99	14,21	0,425	0,095	0,115	0,74	0,050	0,205	1,18
96	14,49	0,400	0,090	0,110	0,91	0,085	0,205	1,66
247	14,57	0,375	0,090	0,100	0,80	0,185	0,210	1,92
227	14,57	0,385	0,095	0,115	0,96	0,160	0,225	1,36
146	14,68	0,425	0,080	0,120	0,99	0,060	0,175	1,88
92	14,69	0,470	0,090	0,120	1,13	0,120	0,210	1,37
160	14,77	0,420	0,090	0,130	0,88	0,065	0,225	1,99
123	14,90	0,430	0,100	0,115	0,98	0,065	0,230	1,51
197	14,95	0,400	0,085	0,115	0,81	0,120	0,205	2,22
199	14,99	0,420	0,095	0,100	1,01	0,125	0,215	1,74
249	15,03	0,370	0,085	0,105	0,71	0,075	0,185	2,61
232	15,05	0,390	0,105	0,130	1,13	0,240	0,210	1,74
136	15,06	0,410	0,095	0,130	1,00	0,170	0,175	2,31
93	15,09	0,415	0,095	0,110	1,04	0,100	0,205	1,28
181	15,33	0,405	0,110	0,130	1,04	0,080	0,260	0,90
144	15,45	0,470	0,105	0,120	0,92	0,065	0,240	0,87
237	15,46	0,440	0,105	0,110	1,04	0,140	0,240	2,19
293	15,48	0,430	0,125	0,170	0,89	0,050	0,305	1,69
221	15,50	0,410	0,115	0,150	0,79	0,135	0,265	0,97
77	15,72	0,400	0,115	0,110	1,08	0,060	0,255	1,80

Kennziffer	Nettokörpergewicht g	Hirngewicht g	Herzgewicht g	Lungengewicht g	Lebergewicht g	Milzgewicht g	Gewicht beider Nieren g	Haut- u. Eingeweidefett g
110	15,78	0,400	0,100	0,120	0,97	0,060	0,215	1,69
215	15,83	0,390	0,105	0,225	0,95	0,185	0,305	1,54
220	15,87	0,410	0,110	0,120	0,96	0,185	0,235	1,74
107	15,97	0,420	0,130	0,160	0,86	0,085	0,275	0,47
170	16,00	0,430	0,145	0,155	1,15	0,205	0,350	0,94
226	16,18	0,405	0,105	0,125	1,23	0,200	0,235	1,94
201	16,22	0,410	0,125	0,245	1,67	0,715	0,350	0,89
242	16,46	0,400	0,110	0,155	1,00	0,130	0,230	2,46
21	16,83	0,415	0,110	0,130	1,06	0,105	0,205	1,47
196	16,92	0,425	0,110	0,140	1,08	0,225	0,220	2,46
261	16,94	0,480	0,125	0,130	1,21	0,075	0,300	3,03
219	17,02	0,425	0,090	0,130	1,26	0,155	0,265	1,41
291	17,10	0,455	0,130	0,130	0,85	0,055	0,285	2,14
152	17,21	0,390	0,105	0,115	1,48	0,210	0,265	1,70
109	17,24	0,440	0,105	0,110	1,23	0,065	0,240	1,77
282	17,54	0,420	0,125	0,145	1,45	0,060	0,270	1,54
130	17,59	0,445	0,105	0,140	0,84	0,055	0,235	1,75
248	17,64	0,405	0,105	0,145	1,25	0,135	0,240	2,68
71	17,65	0,460	0,135	0,135	1,62	0,060	0,270	1,00
190	17,90	0,410	0,130	0,135	1,55	0,245	0,345	1,29
183	17,94	0,430	0,135	0,160	1,67	0,305	0,365	1,32
91	18,00	0,430	0,130	0,150	1,25	0,170	0,270	1,32
95	18,06	0,450	0,110	0,120	0,98	0,075	0,220	2,32
243	18,06	0,445	0,130	0,275	1,12	0,145	0,345	1,54
89	18,16	0,430	0,120	0,155	1,51	0,070	0,270	1,43
177	18,29	0,440	0,140	0,210	1,44	0,405	0,330	1,32
81	18,47	0,450	0,110	0,110	0,83	0,075	0,205	3,13
178	18,57	0,415	0,125	0,170	1,36	0,240	0,375	1,07
176	18,62	0,430	0,130	0,190	2,10	0,710	0,335	1,75
269	19,07	0,450	0,150	0,180	1,23	0,065	0,325	2,71
66	19,09	0,420	0,125	0,140	1,37	0,075	0,260	1,64
145	19,26	0,440	0,100	0,165	1,30	0,130	0,290	2,99
208	19,29	0,420	0,105	0,150	0,99	0,130	0,275	2,63
273	19,37	0,435	0,175	0,180	1,46	0,165	0,470	1,29
180	19,71	0,410	0,140	0,165	1,70	0,175	0,555	1,51
189	20,00	0,420	0,120	0,205	1,78	0,120	0,320	2,50
229	20,06	0,440	0,130	0,155	1,43	0,170	0,340	2,49
236	20,07	0,415	0,120	0,175	1,35	0,310	0,335	2,13
186	20,07	0,390	0,130	0,180	2,14	0,510	0,350	1,78
264	20,09	0,465	0,150	0,180	1,77	0,070	0,325	2,33
286	20,19	0,480	0,130	0,150	1,39	0,155	0,335	2,85
179	20,29	0,470	0,140	0,305	2,04	0,205	0,380	1,27
211	20,39	0,445	0,115	0,155	1,18	0,080	0,305	3,04
195	20,93	0,405	0,125	0,175	1,80	0,260	0,320	3,05
225	20,97	0,430	0,140	0,160	1,89	0,095	0,335	1,96
193	21,05	0,435	0,115	0,195	1,58	0,185	0,355	2,27
212	21,09	0,450	0,120	0,175	1,79	0,215	0,340	2,66

Kennziffer	Nettokörpergewicht g	Hirngewicht g	Herzgewicht g	Lungengewicht g	Leber-gewicht g	Milzgewicht g	Gewicht beider Nieren g	Haut- u. Eingeweidefett g
140	21,38	0,425	0,180	0,185	2,00	0,220	0,500	1,60
119	21,50	0,465	0,130	0,155	1,68	0,120	0,285	3,11
167	21,55	0,465	0,125	0,155	1,63	0,125	0,365	2,02
166	21,78	0,455	0,125	0,175	1,66	0,215	0,330	3,07
216	22,07	0,460	0,105	1,170	1,30	0,090	0,280	3,10
192	22,11	0,480	0,130	0,180	1,24	0,130	0,345	3,10
175	22,12	0,455	0,140	0,175	1,66	0,170	0,405	2,14
182	22,37	0,450	0,130	0,170	1,78	0,185	0,395	3,17
154	22,53	0,455	0,150	0,170	1,43	0,100	0,335	1,86
150	22,84	0,435	0,140	0,165	1,84	0,200	0,365	2,73
98	23,00	0,450	0,125	0,115	1,34	0,095	0,290	3,21
214	23,29	0,465	0,120	0,225	1,43	0,150	0,290	2,96
172	23,50	0,455	0,120	0,165	1,54	0,100	0,320	3,96
163	23,54	0,460	0,135	0,290	2,71	0,435	0,395	1,66
173	23,82	0,485	0,130	0,175	1,61	0,135	0,390	3,62
191	25,23	0,440	0,150	0,190	1,65	0,100	0,380	3,44
158	25,43	0,430	0,125	0,150	1,32	0,105	0,315	5,07
103	25,45	0,495	0,150	0,185	1,63	0,080	0,350	2,77
82	26,03	0,490	0,165	0,275	1,92	0,090	0,425	3,30
235	26,12	0,495	0,150	0,185	1,80	0,115	0,350	4,14
157	29,30	0,470	0,165	0,195	2,24	0,150	0,405	5,57
159	29,58	0,490	0,145	0,170	2,00	0,120	0,465	6,57

7,22 g) auf 1,86% (Nkg. 25,00 g) stetig ab, bei den Weibchen von 5,38% (Nkg. 6,88 g) auf 1,63% (Nkg. 29,44 g). Ein Vergleich dieser Maßzahlen mit den relativen Hirngewichten der Labormaus läßt keinen eindeutigen Unterschied erkennen.

Der Hirnexponent beträgt für die männliche Hausmaus $a = 0{,}155$ bzw. $a^* = 0{,}243$, für die Weibchen $a = 0{,}183$ bzw. $a^* = 0{,}243$. Als Hirnkoeffizienten ermittelten wir $b = 0{,}2747$ bzw. $b^* = 0{,}2161$ (♂♂) und $b = 0{,}2534$ bzw. $b^* = 0{,}2156$ (♀♀). Mit Hilfe der Varianzanalyse läßt sich nachweisen, daß für beide Geschlechter weder die Verlaufsrichtung der Regressionsgeraden überzufällig differiert, noch ein gesicherter Lageunterschied besteht.

Da auch für die Labormaus (SEELIGER) (♂♂: $a = 0{,}200$; ♀♀: $a = 0{,}182$) keine statistisch gesicherte Sexualdifferenz besteht, vereinigten wir für die Hausmaus und die Labormaus die Meßwerte für beide Geschlechter jeweils zu einer Stichprobe und berechneten für die beiden neu geschaffenen Stichproben die Allometriekonstanten. Für die Hausmaus (♂♀) ermittelten wir $a = 0{,}172$ und $b = 0{,}261$, für die Labormaus (♂♀) $a = 0{,}193$ und $b = 0{,}249$. Wie die Varianzanalyse zeigt, liegt die geringe Differenz der Hirnexponenten und der Unterschied der Hirnkoeffizienten (Faktor b) innerhalb des Zufalls-

Tabelle 2a

Klassenmittel von Nettokörpergewichten und Organgewichten von *Mus m. domesticus* und daraus berechnete relative Organgewichte ♂♂

Klasse g	Individ.-Zahl	Nettokörpergewicht g	Hirngewicht		Herzgewicht		Lungengewicht		Lebergewicht		Milzgewicht		Gewicht beider Nieren		Hodengewicht	
			abs. g	rel. %	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. %	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. ‰
6,0— 7,5	3	7,22	0,400	5,54	0,065	9,00	0,085	11,77	0,38	5,26	0,030	4,16	0,115	15,93	0,015	2,08
7,5— 9,0	5	8,16	0,395	4,84	0,070	8,58	0,080	9,80	0,50	6,13	0,035	4,29	0,125	15,32	0,015	1,84
9,0—10,5	9	9,87	0,385	3,90	0,070	7,09	0,085	8,61	0,51	5,17	0,030	3,04	0,145	14,69	0,040	4,05
10,5—12,0	22	11,17	0,400	3,58	0,075	6,71	0,095	8,50	0,69	6,18	0,050	4,47	0,165	14,77	0,055	4,92
12,0—13,5	9	12,95	0,405	3,13	0,090	6,95	0,110	8,49	0,80	6,18	0,095	7,34	0,195	15,06	0,085	6,56
13,5—15,0	9	14,37	0,400	2,78	0,100	6,96	0,115	8,00	0,92	6,40	0,090	6,26	0,235	16,35	0,100	6,96
15,0—16,5	17	15,81	0,415	2,62	0,105	6,64	0,130	8,22	1,11	7,02	0,160	10,12	0,260	16,45	0,100	6,33
16,5—18,0	22	17,21	0,425	2,47	0,115	6,68	0,135	7,84	1,19	6,91	0,150	8,72	0,310	18,01	0,120	6,97
18,0—19,5	19	18,74	0,445	2,37	0,130	6,94	0,140	7,47	1,16	6,19	0,115	6,14	0,330	17,61	0,135	7,20
19,5—21,0	14	20,18	0,435	2,16	0,130	6,44	0,155	7,68	1,25	6,19	0,150	7,43	0,345	17,10	0,140	6,94
21,0—22,5	4	21,52	0,435	2,02	0,125	5,81	0,145	6,74	1,32	6,13	0,150	6,97	0,375	17,43	0,165	7,67
22,5—24,0	2	22,98	0,455	1,98	0,145	6,31	0,160	6,96	1,31	5,70	0,100	4,35	0,400	17,41	0,165	7,18
24,0—25,5	2	25,00	0,465	1,86	0,150	6,00	0,185	7,40	2,11	8,44	0,320	12,80	0,500	20,00	0,180	7,20

Tabelle 2b

Klassenmittel von Nettokörpergewichten und Organgewichten von *Mus m. domesticus* und daraus berechnete relative Organgewichte ♀♀

Klasse	Individ.-Zahl	Nettokörpergewicht	Hirngewicht		Herzgewicht		Lungengewicht		Lebergewicht		Milzgewicht		Gewicht beider Nieren	
g		g	abs. g	rel. %	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. %	abs. g	rel. ‰	abs. g	rel. ‰
6,0— 7,5	8	6,88	0,370	5,38	0,060	8,72	0,075	10,90	0,360	5,23	0,025	3,63	0,115	16,72
7,5— 9,0	9	8,23	0,380	4,62	0,060	7,29	0,085	10,33	0,450	5,47	0,030	3,65	0,130	15,80
9,0—10,5	10	9,60	0,390	4,06	0,075	7,81	0,095	9,90	0,560	5,83	0,055	5,73	0,145	15,10
10,5—12,0	18	11,42	0,390	3,42	0,085	7,44	0,105	9,19	0,710	6,22	0,075	6,57	0,165	14,45
12,0—13,5	16	12,83	0,395	3,08	0,090	7,01	0,115	8,96	0,870	6,78	0,100	7,79	0,185	14,42
13,5—15,0	20	14,30	0,415	2,90	0,095	6,64	0,115	8,04	0,935	6,54	0,105	7,34	0,205	14,34
15,0—16,5	18	15,64	0,410	2,62	0,110	7,03	0,145	9,27	1,025	6,55	0,160	10,23	0,250	15,98
16,5—18,0	14	17,39	0,430	2,47	0,115	6,61	0,135	7,76	1,270	7,30	0,135	7,76	0,270	15,53
18,0—19,5	12	18,69	0,435	2,33	0,125	6,69	0,170	9,10	1,310	7,01	0,190	10,17	0,310	16,59
19,5—21,0	11	20,25	0,435	2,15	0,130	6,42	0,180	8,89	1,680	8,30	0,195	9,63	0,355	17,53
21,0—22,5	10	21,70	0,455	2,10	0,130	5,99	0,175	8,06	1,630	7,51	0,165	7,60	0,360	16,59
22,5—24,0	7	23,22	0,460	1,98	0,130	5,60	0,185	7,97	1,700	7,32	0,175	7,54	0,340	14,64
24,0—25,5	3	25,37	0,455	1,79	0,140	5,52	0,175	6,90	1,535	6,05	0,095	3,74	0,350	13,80
25,5—27,0	2	26,08	0,495	1,90	0,160	6,13	0,230	8,82	1,860	7,13	0,105	4,03	0,390	14,95
28,5—30,0	2	29,44	0,480	1,63	0,155	5,26	0,185	6,28	2,120	7,20	0,135	4,59	0,435	14,78

bereichs. Dies bedeutet — da wir unsere Stichproben als repräsentative Vertretung der jeweiligen Grundgesamtheit ansehen dürfen —, daß im Gegensatz zu den bisher vorliegenden Befunden bei Haussäugetieren und ihren wilden Stammarten das Gehirngewicht vergleichbarer Labormäuse nicht geringer ist als das kommensal lebender Hausmäuse.

3. Herz

Das absolute Herzgewicht (Tabelle 1) schwankt bei den männlichen Hausmäusen zwischen 0,055 g und 0,205 g, bei den Weibchen zwischen 0,040 g und 0,180 g. Das relative Herzgewicht folgt der Reihenregel (Tabelle 2), wenn auch nicht in so idealer Form wie beim Gehirn. Es fällt bei den Männchen von 9,00‰ (Nkg. 7,22 g) auf 5,81‰ (Nkg. 21,52 g), wobei in den mittleren Gewichtsklassen geringfügige Schwankungen erkennbar sind. Bei den Weibchen ist im ganzen gesehen ebenfalls ein stetiger Abfall des relativen Herzgewichtes mit steigendem Nettokörpergewicht zu verzeichnen. Das größte Herzverhältnis beträgt 8,72‰ (Nkg. 6.88 g), das kleinste 5,26‰ (Nkg. 29,44 g).

Ein eindeutiger Geschlechtsunterschied der absoluten und relativen Herzgewichte besteht bei der westlichen Hausmaus nicht. SEELIGER und KLEMMT (1960) können ebenfalls keine sichere Sexualdifferenz des Herzgewichtes für BLH-Mäuse und *Apodemus sylvaticus* feststellen. Im Gegensatz dazu findet KOPEĆ (1939) für die von ihm untersuchten 68 ♂♂ und 77 ♀♀ schwarzweißgescheckten Mäuse (Gebrüdergeschwister der 4. Inzuchtgeneration), die er in drei Gewichtsgruppen einteilte, daß in allen drei Klassen die männlichen Tiere das höhere Herzverhältnis aufweisen. (Die relativen Organgewichte zum Nettokörpergewicht wurden aus dem Klassenmittel berechnet.) ROTHE (1934) bestätigt diesen Befund für die Hausmaus; bei den von ihm untersuchten Albinomäusen besitzen jedoch die Weibchen das größere absolute und relative Herzgewicht. Das relative Herzgewicht beträgt bei ROTHE für männliche Albinomäuse 4,80‰ (durchschnittliches Bkg. 24,354 g), für die Weibchen 5,11‰ (durchschnittliches Bkg. 25,621 g).

Bei *Mus m. domesticus* liegen in allen vergleichbaren Gewichtsklassen bei Männchen und Weibchen die absoluten und relativen Herzgewichte über den von SEELIGER für BLH-Mäuse gefundenen Werten (Abb. 2 a, b). Die Herzgewichte von *Apodemus sylvaticus* (KLEMMT) liegen für alle Klassen noch etwas höher als unsere Werte.

Der Herzexponent beträgt für die männliche Hausmaus $a = 0{,}831$ bzw. $a^* = 0{,}948$, für die Weibchen $a = 0{,}751$ bzw. $a^* = 0{,}841$ (Tabelle 3). Die Varianzanalyse ergibt, daß kein gesicherter Geschlechtsunterschied vorhanden ist. Die beiden Geraden (Abb. 1) sind nach Steigung und Lage nicht überzufällig verschieden. Als Korrelationskoeffizient ermittelten wir $r = +0{,}876$ bzw. $+0{,}893$. Körpergewicht und Herzgewicht sind also recht eng korreliert.

SEELIGER berechnete für die domestizierte Albinomaus bei den Männchen $a = 0{,}756$ und für die Weibchen $a = 0{,}743$. Diese Werte weichen nicht

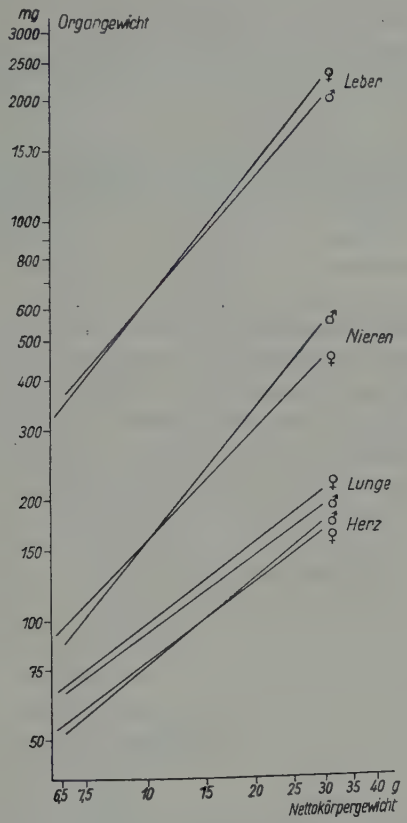


Abb. 1. Graphische Darstellung der Beziehungen zwischen Nettokörpergewicht und Organgewichten bei *Mus m. domesticus*

überzufällig von unseren Daten ab. Der Einfluß des Körpergewichts auf das Organgewicht ist somit bei Labormaus und freilebender Hausmaus gleich.

Die oben erwähnte Gewichtsdifferenz zugunsten der Hausmaus kann sich nur im Herzkoeffizienten (Faktor b der Allometriegleichung) ausdrücken, der außer dem Körpergewicht alle anderen Einflüsse auf das Organgewicht repräsentiert. Wir berechneten für die Männchen $b = 0{,}0107$ ($b^* = 0{,}0078$) und für die Weibchen $b = 0{,}0132$ ($b^* = 0{,}0104$). Geht man davon aus, daß der Herzexponent beider Geschlechter keine Sexualdifferenz aufweist (s. o.) und setzt den gemeinsamen Herzexponenten $a = 0.782$ für die Berechnung des Herzkoeffizienten ein, so hat der Faktor b bei Männchen und Weibchen den gleichen Wert von $b = 0{,}0122$. Wie nach dem oben Gesagten zu erwarten, sind die von SEELIGER für die Albinomaus ermittelten Maßzahlen mit $b = 0{,}0114$ (♂♂) und $b = 0{,}0115$ (♀♀) geringer.

Die Varianzanalyse zeigt, daß der Verlauf der Regressionsgeraden für Hausmaus und Labormaus nicht überzufällig differiert, unabhängig davon, ob man die Prüfung für die beiden Geschlechter getrennt oder gemeinsam durch-

führt. Die Geraden können also als Parallelen angesehen werden. Der Unterschied der Lage ist in jedem Falle signifikant. Die freilebende Hausmaus besitzt — unabhängig vom Körpergewicht — im Vergleich zur Labormaus ein wesentlich schwereres Herz.

Dieser Befund stimmt vorzüglich mit den Literaturangaben und der daraus entwickelten Vorstellung von der starken Umweltbeeinflußbarkeit des Herzgewichtes überein. Nach KLATT (1919) ist das Herz als anpassungsfähiger Muskel ein Maßstab der Quantität des Lebensprozesses, der bei der freilebenden kommensalen Hausmaus sicher intensiver ist als bei der domestizierten Labormaus. ROBINSON (zit. nach W. MÜLLER 1883) weist bereits darauf hin, daß das Relativgewicht des Herzens bei zahmen Tieren kleiner ist als bei wilden. HESSE (1921) beschreibt hinsichtlich des Herzens eine für Haustiere typische Minderung der Organgröße (HERRE 1959 a, RÖHRS 1961) bei allen von ihm untersuchten Formen. CLASS (1961) beobachtete für weibliche BLH-Mäuse, die einer vermehrten körperlichen Tätigkeit (insgesamt 40 Stunden Schwimmen)

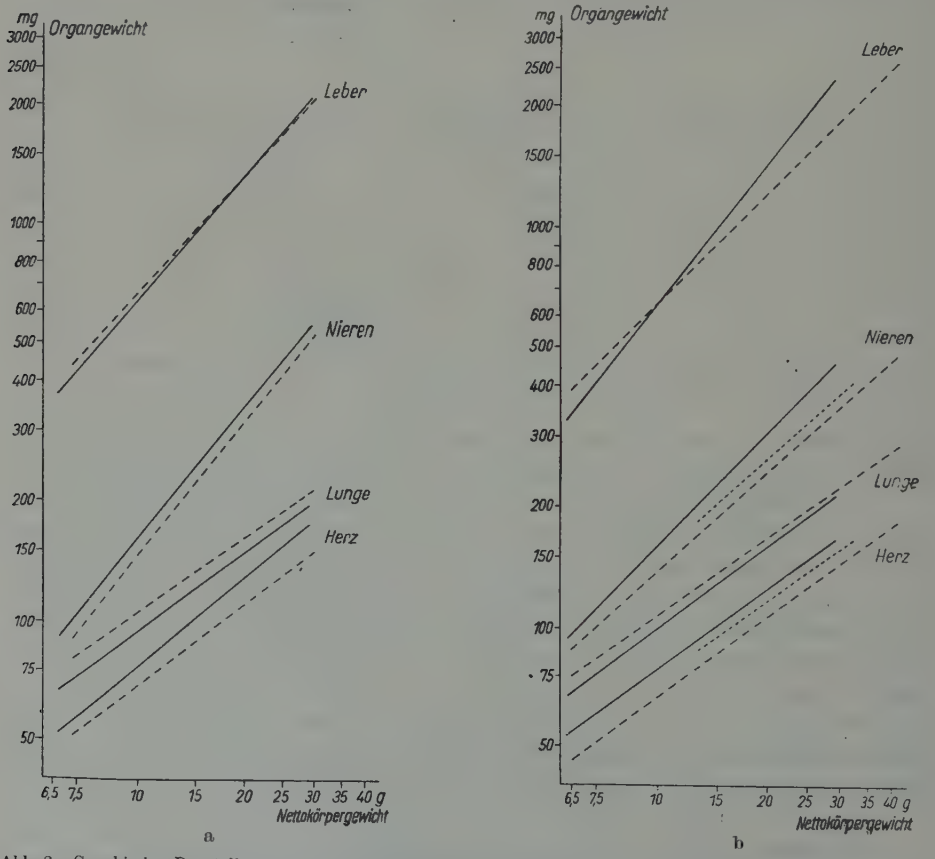


Abb. 2. Graphische Darstellung der Beziehungen zwischen Nettokörpergewicht und Organgewichten bei männlichen (*a*) und weiblichen (*b*) Hausmäusen. *Mus m. domesticus* (————). Albinomäusen (— — — —) und BLH-Schwimm-Mäusen (·····), (Werte für Albinomäuse nach SEELIGER, für Schwimm-Mäuse nach CLASS.)

unterworfen waren, eine statistisch gesicherte Organvergrößerung. Sie wird allein bedingt durch die experimentell veränderte Umwelt. Der Einfluß des Körpergewichts auf das Herzgewicht ist dagegen bei den Schwimm-Mäusen, den unter Laborbedingungen lebenden Albinomäusen und den freilebenden Hausmäusen gleich. In der graphischen Darstellung (Abb. 2 b) liegt die Regressionsgerade für das Herzgewicht der Schwimm-Mäuse deutlich über der Geraden für die Kontrolltiere, aber unterhalb der Regressionsgeraden für das Herzgewicht der Hausmäuse.

4. Lunge

Das absolute Gewicht beider Lungen (Tabelle 1) beträgt bei den Männchen 0,050 g bis 0,250 g, bei den Weibchen 0,060 g bis 0,305 g. Die relativen Organgewichte (Tabelle 2) liegen bei den männlichen Hausmäusen zwischen 11,77‰ (Nkg. 7,22 g) und 6,74‰ (Nkg. 21,52 g), bei den Weibchen zwischen 10,90‰ (Nkg. 6,88 g) und 6,28‰ (Nkg. 29,44 g). Wie SEELIGER und KLEMMT bei BLH-Maus und Waldmaus, können wir bei der Hausmaus für die Lunge im großen und ganzen die Reihenregel bestätigen. Mit steigendem Nettokörpergewicht nimmt das Lungenverhältnis ab, abgesehen von einigen Ausnahmen in den mittleren und höheren Klassen. Die stärkeren Schwankungen beim Lungengewicht sind wohl durch den unterschiedlichen Blutgehalt des Organes mitbedingt.

Ein Vergleich der Mittelwerte der Gewichtsklassen ergibt, daß bei *Mus m. domesticus* im allgemeinen die weiblichen Tiere ein absolut und relativ höheres Lungengewicht aufweisen. KOPEĆ fand dagegen bei den von ihm untersuchten Mäusen ein umgekehrtes Geschlechtsverhältnis. SEELIGER beobachtete keine nennenswerte Geschlechtsdifferenz.

Das Lungengewicht der Hausmäuse scheint — vor allem bei den Männchen — etwas geringer als das vergleichbarer Labormäuse. Ebenso überwiegt das Lungengewicht von *Apodemus sylvaticus* eindeutig über das von *Mus m. domesticus*.

Der Lungenexponent (Tabelle 3) beträgt für die Hausmaus-Männchen $a = 0{,}732$ bzw $a^* = 0{,}887$ und für die Weibchen $a = 0{,}772$ bzw. $a^* = 0{,}908$. Ein Geschlechtsunterschied ließ sich statistisch nicht sichern. SEELIGER berechnete für die Labormaus $a = 0{,}688$ (♂♂) und $a = 0{,}721$ (♀♀). Der Einfluß des Körpergewichtes auf das Lungengewicht ist demnach bei Hausmaus und Labormaus nicht verschieden. Der von BRODY (1945) mit $a = 0{,}75$ und von v. BERTALANFFY und PIROZYNSKI (1952) mit $a = 0{,}726$ ermittelte Wert für die Albinoratte liegt in der gleichen Größenordnung.

Der Lungenkoeffizient wurde für die männliche Hausmaus mit $b = 0{,}0166$ bzw. $b^* = 0{,}0109$, für die Weibchen mit $b = 0{,}0160$ bzw. $b^* = 0{,}0111$ berechnet. Da der Allometrieexponent für die beiden Geschlechter nicht signifikant verschieden ist, faßten wir die Meßwerte für Männchen und Weibchen in einer Stichprobe zusammen und berechneten den gemeinsamen Regressionskoeffizienten $a = 0{,}752$. Setzt man diesen Wert bei der Berechnung der

Lungenkoeffizienten ein, so ergibt sich für die männlichen Tiere $b = 0{,}0157$, für die Weibchen $b = 0{,}0167$. Die entsprechenden Werte für die domestizierte Form sind etwas höher. Sie lauten $b = 0{,}0204$ (♂♂) und $b = 0{,}0193$ (♀♀), wobei der Unterschied gegenüber der Hausmaus zumindest für die Männchen gesichert ist. Der Koeffizient für die Albinoratte liegt mit $b = 0{,}0451$ deutlich höher (v. Bertalanffy und Pirozynski).

5. Leber

Das absolute Lebergewicht variiert bei den Männchen zwischen 0,35 g und 2,56 g, bei den Weibchen zwischen 0,28 g und 2,71 g (Tabelle 1). Seeligers Extremwerte liegen innerhalb dieses Bereiches, ebenso diejenigen für *Apodemus sylvaticus*. Nach Tabelle 2 beträgt das niedrigste Leberverhältnis bei den Männchen 5,17% (Nkg. 9,87 g), das größte 8,44% (Nkg. 25,00 g). Die entsprechenden Angaben bei den Weibchen lauten 5,23% (Nkg. 6,88 g) und 8,30% (Nkg. 20,25 g).

Auffällig ist für *Mus m. domesticus* ein deutlicher Geschlechtsunterschied der absoluten und relativen Lebergewichte zugunsten der Weibchen. Einen entsprechenden Befund erheben Rothe für die Hausmaus, Klemmt für *Apodemus sylvaticus*, Kopeć für seine schwarzweiß-gescheckten Mäuse der 4. Inzuchtgeneration, Harde für Albinomäuse zweier unterschiedlich großer Rassen. Keinen gesicherten Geschlechtsunterschied beobachtete Warren (1940/41) bei 16 männlichen und weiblichen C_3H-Mäusen (kleine Individuenzahl!). Ein umgekehrtes Leberverhältnis berichtet Seeliger für BLH-Mäuse. Entsprechende Angaben finden sich bei Jackson (1913/14) für die Albinoratte, der damit die Angaben von Hatai (1913/14) nicht bestätigt.

Zwischen dem Lebergewicht vergleichbarer männlicher Hausmäuse und Labormäuse besteht kein deutlicher Unterschied, während bei den weiblichen Tieren *Mus m. domesticus* die schwerere Leber aufweist. Rothe gibt an, daß die Hausmaus im Vergleich zur Albinomaus bei beiden Geschlechtern eine absolut und relativ schwerere Leber besitzt. Für die männlichen Hausmäuse gibt er bei einem durchschnittlichen Lebergewicht von 1,201 g (Bkg. 21,435 g) ein Leberverhältnis von 5,69% und für die Weibchen mit 1,514 g (Bkg. 24,317 g) ein Verhältnis von 6,46% an. Diese Werte stimmen mit unseren Zahlen für die entsprechenden Gewichtsklassen überein. Ein Vergleich von *Mus m. domesticus* mit *Apodemus sylvaticus* zeigt für die weibliche Waldmaus die größeren Werte; bei den männlichen Tieren besteht kein Unterschied.

Wie aus Tabelle 2 zu ersehen ist, folgt das Lebergewicht der Hausmaus nicht der Reihenregel. Klemmt findet dagegen (mit gewissen Ausnahmen) für *Apodemus sylvaticus* eine geringe Verminderung des relativen Lebergewichtes bei steigendem Körpergewicht, ebenso Harde für die „Tiere der großen Rasse". Für weibliche Albinomäuse der kleinen Rasse beschreibt er postnatal ein positiv allometrisches Wachstum der Leber. Das Organ erreicht aber noch vor Wachstumsabschluß eine maximale relative Größe und behält sie bei weiterem Körpergrößenanstieg bei. Seeliger beobachtet für adulte Tiere ebenfalls ein an-

nähernd isometrisches Wachstum der Leber. Im Gegensatz zu diesen Angaben finden wir für *Mus m. domesticus*, vor allem bei den Weibchen, mit steigendem Organgewicht eine geringgradige Zunahme des relativen Lebergewichtes.

Eine Klärung dieser Befunde bringt die Berechnung der Allometriekonstanten (Tabelle 3), wobei erwartungsgemäß der Leberexponent der Hausmäuse >1 sein muß. Er lautet für die Männchen $a = 1.166$ ($a^* = 1{,}459$), für die Weibchen $a = 1{,}277$ ($a^* = 1{,}481$). Der für das Leberverhältnis beobachtete Geschlechtsunterschied zugunsten der weiblichen Tiere, der gut mit den Literaturangaben übereinstimmt, läßt sich für den Leberexponenten der männlichen und weiblichen Hausmäuse allerdings nicht sichern (Abb. 1). SEELIGER fand für BLH-Mäuse $a = 1{,}099$ (♂♂) bzw. $a = 0{,}998$ (♀♀). Während die Allometriekonstanten für die männlichen Hausmäuse und Labormäuse nur geringgradig und weit innerhalb des Zufallsbereiches differieren, besteht für die Weibchen der beiden Stichproben ein gesicherter Unterschied der Leberexponenten ($F_{\text{Diff. Regr.}} = 14{,}594$) (Abb. 2 a, b).

Als Leberkoeffizienten ermittelten wir für die Hausmaus-Männchen $b = 0.0405$ ($b^* = 0{,}0183$) und für die Weibchen $b = 0{,}0312$ ($b^* = 0{,}0180$). Der Unterschied zu den von SEELIGER errechneten Koeffizienten ist für die Männchen rein zufällig ($b = 0{,}0496$).

6. Milz

Das absolute Milzgewicht streut bei den Männchen von 0,015 g bis 0,515 g, bei den Weibchen von 0,005 g bis 0,715 g (Tabelle 1). Bei SEELIGER differieren die Werte zwischen 0,010 g und 0,320 g bzw. 0,020 g und 0,300 g. Im ganzen gesehen nimmt mit steigendem Körpergewicht das relative Milzgewicht (Tabelle 2) zu, wenngleich sich hier — wie bei keinem anderen Organ — eine außerordentliche individuelle Variabilität zeigt. Das kleinste Milzverhältnis beträgt bei den Männchen 4.16‰ (Nkg. 7,22 g), das größte 12,80‰ (Nkg. 25,00 g); das relative Milzgewicht ist bei beiden Geschlechtern annähernd gleich.

Zu dem gleichen Ergebnis kommen KLEMMT für die Waldmaus und ROTHE für die graue Hausmaus. Die Werte bei den weiblichen Tieren (3,63‰ bei Nkg. 24,317 g) verhalten sich wie die für die entsprechende Gewichtsklasse bei *Mus m. domesticus*, die Angaben für die Männchen (3,18‰ bei Nkg. 21,435 g) liegen unter den von uns ermittelten Daten. Bei adulten weiblichen Tieren finden KOPEĆ (1939) für schwarzweiß-gescheckte Mäuse, RENSCH (1948) für die Mehrzahl der von ihm untersuchten Säugetiere, ROTHE (1934) für die weiße und graue Hausmaus und SALLER (1931) für Labormäuse eine deutlich schwerere Milz. Ein umgekehrtes Verhalten der Milzgewichte männlicher und weiblicher Tiere beschreibt SEELIGER für BLH-Mäuse. Ein Vergleich der freilebenden Hausmaus mit der Labormaus ergibt bei den Weibchen für *Mus m. domesticus* die höheren Werte. Entsprechend fällt ein Vergleich mit *Apodemus sylvaticus* aus. Dagegen ist nach ROTHE bei der weißen Hausmaus in beiden Geschlechtern das absolute und relative Milzgewicht wesentlich höher als bei der grauen Hausmaus. Nach SALLER nimmt das relative Milzgewicht der adulten Albinomaus mit steigendem Körpergewicht ab. Im Gegensatz dazu finden wir ein positiv allometrisches Wachstum für beide Geschlechter, HARDE und SEELIGER nur beim männlichen Geschlecht.

Der Milzexponent (Tabelle 3) beträgt bei der männlichen Hausmaus $a = 1{,}775$ bzw. $a^* = 2{,}878$ und bei den Weibchen $a = 1.594$ bzw $a^* =$

2,380. Ein Geschlechtsunterschied, wie er für BLH-Mäuse gesichert ist, ließ sich nicht nachweisen. Der Milzexponent liegt bei der Labormaus wesentlich niedriger. Während die BLH-Männchen mit $a = 1{,}332$ eine positive Allometrie der Milz aufweisen, ändert sich das Milzgewicht bei den Weibchen annähernd isometrisch ($a = 0{,}938$). Der Milzexponent von Hausmaus und Labormaus ist bei den Männchen möglicherweise nur zufällig verschieden ($F_{\text{Diff. Regr.}} = 3{,}215$), bei den Weibchen ist die Differenz gesichert ($F_{\text{Diff. Regr.}} = 13{,}748$).

Der Milzkoeffizient beträgt für die westliche Hausmaus $b = 0{,}0006$ bzw. $b^* = 0{,}00003$ (♂♂) und $b = 0{,}0012$ bzw. $b^* = 0{,}0001$ (♀♀); für die BLH-Maus berechnete Seeliger $b = 0{,}0021$ (♂♂) bzw. $b = 0{,}0057$ (♀♀).

7. Nieren

Das absolute Gewicht beider Nieren schwankt bei den männlichen Hausmäusen zwischen 0,075 g und 0,595 g, bei den Weibchen zwischen 0,075 g und 0,555 g. Hinsichtlich des relativen Nierengewichtes (Tabelle 2) weist *Mus m. domesticus* ein ähnliches Verhalten auf wie BLH-Mäuse. Bei den Männchen haben die leichteren Gewichtsklassen ein relativ geringeres Nierenverhältnis (15,93‰ bei einem Nkg. 7,22 g) als schwerere Individuen (20,00‰ bei einem Nkg. 25,00 g). Das relative Nierengewicht der Männchen nimmt — von geringfügigen Unterschieden in benachbarten Gruppen abgesehen — mit steigendem Nettokörpergewicht zu. Bei den Weibchen lassen sich ein eindeutiger Anstieg oder Abfall nicht erkennen. Zumindest bei den schwereren Tieren besteht ein deutlicher Geschlechtsunterschied zugunsten der Männchen. Zum gleichen Ergebnis kommen Seeliger für BLH-Mäuse, Kopeć (1939) für alle drei Gewichtsklassen schwarzweiß-gescheckter Inzuchtmäuse, Warren (1940/41) für 16 C_3H-Mäuse (statistisch gesichert), Rensch (1948) für *Mus musculus* und Rothe (1934) für weiße und graue Hausmaus. Bei Rothe liegen die absoluten und relativen Nierengewichte von *Mus musculus* höher als bei den von uns untersuchten Individuen (z. B. ♂♂ 20,19‰, Bkg. 21,435 g gegenüber 17,43‰, Nkg. 21,52 g; ♀♀ 17,62‰, Bkg. 24,317 g gegenüber 13,80‰, Nkg. 25,37 g).

Harde findet für Albinomäuse zweier unterschiedlich großer Zuchtstämme, daß das relative Nierengewicht (bezogen auf das „Totalgewicht") für die Männchen der kleinen Rasse stetig ansteigt, bei den weiblichen Tieren beider Rassen nach einem anfänglichen Anstieg sicher abfällt. Diese Angaben entsprechen weitgehend den für BLH-Mäuse und *Mus m. domesticus* erhobenen Befunden. Klemmt beobachtet dagegen für *Apodemus sylvaticus* bei den weiblichen Tieren die schwereren Nieren und bestätigt die Reihenregel.

Ein besseres Verständnis für das unterschiedliche Verhalten des Nierengewichtes bei beiden Geschlechtern der Hausmaus verspricht die Berechnung der Allometriekonstanten (Tabelle 3). Bei den Weibchen ist ein Nierenexponent nahe 1 zu erwarten (Isometrie), bei den Männchen müßte der Wert über 1 liegen. Wir fanden für männliche Tiere $a = 1{,}229$ bzw. $a^* = 1{,}378$

und für die weiblichen Tiere $a = 1{,}033$ bzw. $a^* = 1{,}142$. Beide Werte sind überzufällig voneinander verschieden ($F_{\text{Diff. Regr.}} = 9{,}018 > 3{,}920$). Bei der freilebenden Hausmaus beeinflußt wie bei der Labormaus das Körpergewicht das Nierengewicht bei beiden Geschlechtern in unterschiedlicher Weise (Abb. 1). Mit $r = +0{,}892$ bzw. $+0{,}904$ sind Nieren- und Körpergewicht recht eng korreliert.

Für BLH-Mäuse fand SEELIGER für Männchen $a = 1{,}245$, für Weibchen $a = 0{,}911$. Für den letztgenannten Wert ließ sich ein Unterschied zu *Mus. m. domesticus* sichern (Abb. 2 b). Bei *Apodemus sylvaticus* besteht für die Nierenexponenten und -koeffizienten kein gesicherter Geschlechtsunterschied.

Die Nierenkoeffizienten betragen bei *Mus m. domesticus* $b = 0{,}0087$ bzw. $b^* = 0{,}0058$ (♂♂) und $b = 0{,}0139$ bzw. $b^* = 0{,}0104$ (♀♀).

8. Hoden

Das absolute Gewicht beider Hoden (Tabelle 1) variiert zwischen 0,005 g und 0,215 g. Es steigt von Gewichtsklasse zu Gewichtsklasse stetig an. Bei den relativen Hodengewichten (Tabelle 2) fanden wir ebenfalls einen gleichmäßigen Anstieg mit steigendem Nettokörpergewicht, d. h., die Hoden nehmen schneller an Gewicht zu als der Gesamtkörper (1,84‰ bis 7,67‰). SEELIGER beobachtete für Albinomäuse lediglich eine Schwankung um einen Mittelwert von 7‰. Bei einem Vergleich der relativen Hodengewichte überwiegen in den unteren Gewichtsklassen die Albinomäuse, in den oberen die Hausmäuse. Im Vergleich mit der Waldmaus hat diese eindeutig die absolut und relativ schwereren Hodengewichte (3,40‰ bis 44,02‰).

Das positiv allometrische „Wachstum" der Hoden bei unserer Stichprobe von *Mus m. domesticus* stimmt recht gut mit den Beobachtungen anderer Autoren überein. STIEVE (1923) fand an über 500 Hausmäusen ähnliche Verhältnisse. SALLER (1926, 1930, 1933) beobachtete an Albinomäusen drei Wachstumszyklen. „Während des ganzen extrauterinen Wachstums nimmt das Hodengewicht relativ schneller zu als das Gesamtkörpergewicht, verhältnismäßig am schnellsten im zweiten Zyklus." Während sich das Gesamtkörpergewicht (5.5 g bis 16,1 g) in dieser Zeit etwa verdoppelt, vermehrt sich das absolute Hodengewicht um das Fünf- bis Sechsfache (3‰ bis 8‰).

Ein unterschiedlicher Einfluß der Jahreszeit und dadurch bedingte Schwankungen, wie sie SEELIGER möglich erachtet, scheinen uns für *Mus m. domesticus* nicht gegeben. Nach STIEVE (1923) findet bei der Hausmaus eine Beeinflussung der Keimdrüsentätigkeit durch den Wechsel der Jahreszeiten, wie wir sie bei periodisch brünstigen Tieren kennen, nicht statt. Die Hausmaus verhält sich in dieser Beziehung, ganz im Gegensatz zur Feldmaus, wie ihre domestizierte Form. Bei unserem Material, das vom Herbst bis zum Frühjahr gewonnen wurde, beobachteten wir gleichmäßig über den ganzen Zeitraum verteilt trächtige Weibchen.

Der Hodenexponent beträgt $a = 2{,}136$ bzw. $a^* = 2{,}697$. Dieser hohe Wert ist Ausdruck der deutlich positiv allometrischen Größenbeziehung

in dem von uns untersuchten Größenbereich. Der Hodenkoeffizient beträgt $b = 0{,}0003$ bzw. $b^* = 0{,}00005$. Vergleichswerte stehen nicht zur Verfügung.

Tabelle 3

Allometriekonstanten und statistische Maßzahlen

		1 Allometrieexponent a	2 Standardabweichung von $a = s_a$	3 Allometrieexponent a^*	4 Faktor b	5 Faktor b^*	6 Korrelationskoeffizient r
Gehirn	♂	0,155	0,0161	0,243	0,2747	0,2161	0,635
	♀	0,183	0,0128	0,243	0,2534	0,2156	0,752
Herz	♂	0,831	0,0391	0,948	0,0107	0,0078	0,876
	♀	0,751	0,0301	0,841	0,0132	0,0104	0,893
Lunge	♂	0,732	0,0430	0,887	0,0166	0,0109	0,825
	♀	0,772	0,0381	0,908	0,0160	0,0111	0,850
Leber	♂	1,166	0,0752	1,459	0,0405	0,0183	0,799
	♀	1,277	0,0597	1,481	0,0312	0,0180	0,862
Milz	♂	1,775	0,1943	2,878	0,0006	0,00003	0,617
	♀	1,594	0,1406	2,380	0,0012	0,0001	0,670
Nieren	♂	1,229	0,0534	1,378	0,0087	0,0058	0,892
	♀	1,033	0,0388	1,142	0,0139	0,0104	0,904
Hoden	♂	2,136	0,1412	2,697	0,0003	0,00005	0,792

E. Zusammenfassung

Von 138 männlichen und 160 weiblichen westlichen Hausmäusen (*Mus musculus domesticus* Rutty 1772) wurden die Nettokörpergewichte und Organgewichte von Gehirn, Herz, Lunge, Leber, Milz, Nieren und Hoden bestimmt (Tabelle 1). Die relativen Organgewichte (Tabelle 2) ermittelten wir für die Klassenmittel von 13 (♂♂) bzw. 15 (♀♀) Gewichtsklassen (Klassenbreite 1,5 g).

Die Reihenregel (Hesse 1921) läßt sich für Gehirn, Herz und Lunge unschwer erkennen, während das Nierenverhältnis der weiblichen Tiere mit steigendem Nettokörpergewicht annähernd gleich bleibt. Bei Leber, Milz, Hoden und bei den Nieren der männlichen Tiere steigt das Organverhältnis entgegen der Reihenregel mit zunehmendem Nettokörpergewicht an.

Tabelle 3 enthält die Allometrieexponenten und -koeffizienten der untersuchten Organe. Bei beiden Geschlechtern weisen Gehirn, Herz und Lunge eine

negative Allometrie auf. Leber, Milz sowie Hoden und Nieren der männlichen Tiere lassen eine positive Allometrie erkennen; die Nieren der weiblichen Tiere zeigen eine isometrische Größenänderung. Das von SEELIGER beschriebene unterschiedliche Verhalten des Nierengewichtes männlicher und weiblicher Labormäuse findet somit bei *Mus m. domesticus* eine Parallele. Für Gehirn, Herz, Leber und Milz besteht keine signifikante Geschlechtsdifferenz der Allometrieexponenten bzw. Organkoeffizienten (Faktor *b*). Der Lungenexponent der Hausmaus ist in beiden Geschlechtern nicht gesichert verschieden. Der mit Hilfe des für die männliche und weibliche Stichprobe gemeinsamen Lungenexponenten $a = 0{,}752$ errechnete Lungenkoeffizient ist bei den Weibchen mit $b = 0{,}0167$ größer als bei den Männchen ($b = 0{,}0157$) (Abb. 1).

Setzen wir unsere für die kommensale westliche Hausmaus berechneten Daten zu den von SEELIGER für die domestizierte Form (Albinomaus) ermittelten Werten in Beziehung, so finden wir keinen signifikanten Unterschied der Allometrieexponenten für Gehirn, Herz und Lunge der beiden Geschlechter und für Leber, Milz und Nieren der männlichen Tiere. Bei den genannten Organen ist somit der Einfluß des Körpergewichtes auf das jeweilige Organgewicht bei Hausmaus und Labormaus gleich. Das Gewicht von Herz und Nieren ist bei den freilebenden Hausmäusen eindeutig höher als bei den unter Laborbedingungen gehaltenen Albinomäusen. Dieser Gewichtsunterschied darf wohl als Folge der verschiedenartigen Lebensbedingungen der beiden Vergleichspartner angesehen werden. Ihm entspricht die im Schwimmversuch von CLASS bei Albinomäusen beobachtete Gewichtszunahme von Herz und Nieren, die bei der bei diesem Experiment herbeigeführten vermehrten körperlichen Tätigkeit allerdings noch nicht die Organgewichte der freilebenden Hausmäuse erreichen. Für das Gehirn stimmen nicht nur die Allometrieexponenten, sondern auch die Organkoeffizienten überein, so daß gleichschwere Hausmäuse und Labormäuse das gleiche Hirngewicht aufweisen (FRICK und NORD 1963). Das Lungengewicht war bei den von uns untersuchten Hausmäusen etwas geringer als bei vergleichbaren Labormäusen, ohne daß wir hierfür eine Ursache erkennen können. Für Leber und Milz der männlichen Tiere besteht keine Gewichtsdifferenz zwischen kommensaler und domestizierter Maus. Das höhere Leber- und Milzgewicht bei den schwereren Hausmausweibchen (im Vergleich zu den entsprechenden weiblichen Labormäusen) ergibt sich aus dem höheren Wert des Organexponenten für die Weibchen der freilebenden Form (Abb. 2 a. b). Es erscheint uns allerdings angebracht, diesen Befund an anderen Stichproben der beiden Vergleichspartner zu überprüfen, ehe man daraus auf eine gesicherte Differenz des Leber- und Milzgewichtes westlicher Hausmäuse und Labormäuse schließt. Ganz allgemein darf festgestellt werden, daß zwischen den Organgewichten der freilebenden kommensalen westlichen Hausmaus und der unter Laborbedingungen gehaltenen Albinomaus kein genereller und stets gleichartiger Gewichtsunterschied besteht, wie beim Vergleich Wildart—Haustier verschiedentlich angegeben wurde. Die Organgewichte vergleichbarer Partner können übereinstimmen (Gehirn) oder den höheren Wert bei der Hausmaus (Herz, Nieren) bzw. bei der Labormaus (Lungen) aufweisen (Abb. 2 a, b).

Schrifttum

Bertalanffy, L. v.: Wachstum. In: Helmcke, J. G., H. v. Lengerken und D. Starck: Hdb. d. Zool. 8, 4 (6) (1957) 1—68.

— and W. J. Pirozynski: Ontogenetic and evolutionary allometry. Evolution **6** (1952) 387 bis 392.

Brody, S.: Bioenergetics and growth. New York 1945.

Class, I.: Der Einfluß vermehrter körperlicher Tätigkeit auf die Organgewichte von Albinomäusen. Quantitative Untersuchungen an dem erbreinen Stamm „Agnes Bluhm". II. Mitteilung. Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **122** (1961) 251—265.

Frick, H.: Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. (I. Absolute und relative Gewichte von Herz, Leber, Milz und Nieren.) Anat. Anz. **104** (1957 a) 305—333.

— Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewicht. Z. f. Säugetierkd. **22** (1957 b) 193—207.

— Betrachtungen zum allometrischen Wachstum einiger Nagetiere. Verh. Dt. Zool. Ges. Frankfurt (1958) 308—314.

— Kraniometrische Untersuchungen an Pavianen. Verh. Anat. Ges. Zürich (1959) 141—153.

— Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur „neuen Systematik". Z. f. Säugetierkd. **26** (1961) 138—142.

— und H. J. Nord: Domestikation und Hirngewicht. Anat. Anz. (1963, im Druck).

Harde, K. W.: Die Organproportionierung bei zwei Mäuse-Zuchtstämmen mit sehr verschiedener Körpergröße. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **65** (1954/55) 439—458.

Hatai, S.: On the weights of the abdominal and the thoracic viscera, the sex glands, ductless glands, and the eyeballs of the albino rat (Mus norwegicus albinus) according to body weight. Amer. J. Anat. **15** (1913/14) 87—119.

Herre, W.: Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Hausschweinen. Verh. Dt. Zool. Ges. (1936) 200—211.

— Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Studien am Hirn. Verh. Dt. Zool. Ges. Erlangen (1955) 144—214.

— Einflüsse der Umwelt auf das Säugetiergehirn. Dt. Med. Wschr. **83** (1958) 1568—1574.

— Über Domestikationserscheinungen bei Tier und Mensch. Dt. Med. Wschr. **52** (1959 a) 2334—2338.

— Der heutige Stand der Domestikationsforschung. Nat. Rundschau **3** (1959 b) 87—94.

— Der Rasse- und Artbegriff. Hdb. Tierzüchtg. **3** (1960) 1—24.

— H. Frick und M. Röhrs: Über Ziele, Begriffe, Methoden und Aussagen der Haustierkunde. Z. f. Tierzüchtg. und Züchtungsbiol. **76** (1961) 114—124.

Hesse, R.: Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **38** (1921) 243—364.

Huxley, J., J. Needham and I. M. Lerner: Terminology of relative growth rates. Nature **148** (1941).

Jackson, C. M.: Postnatal growth and variability of the body and the various organs in the albino rat. Amer. J. Anat. **15** (1913/14) 1—68.

Kermack, K. A., and J. B. S. Haldane: Organic correlation and allometry. Biometrica **37** (1950) 30—41.

Klatt, B.: Über die Veränderungen der Schädelkapazität in der Domestikation. Sitz.ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin (1912) 153—179.

— Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. Biol. Zbl. **39** (1919) 406—421.

Klemmt, L.: Quantitative Untersuchungen an Apodemus sylvaticus (Linnaeus 1758). Zool. Anz. **165** (1960) 249—275.

Kopeć, St.: Geschlechtsunterschiede, Asymmetrien und Variabilität der Gewichte der inneren Organe und einiger Knochen bei 252 Tage alten Mäusen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **59** (1939) 73—88.

Kruskal, W.: On the uniqueness of the line of organic correlation. Biometrics **9** (1953) 47—58.

Ludwig, W.: Diskussionsbemerkung bei der Aussprache deutscher Zoologen in Gießen (1958).

Müller, W.: Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg und Leipzig 1883.

Rensch, B.: Organproportionen und Körpergröße bei Säugetieren und Vögeln. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **61** (1948) 337—412.

Robinson, B.: A dissertation on the food and discharge of human bodies. London 1748 (zit. nach. W. Müller 1883).

Röhrs, M.: Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. f. wissensch. Zool. **162** (1959) 1—95.

— Biologische Anschauungen über Begriff und Wesen der Domestikation. Z. Tierzüchtg. und Züchtungsbiol. **76** (1961) 7—23.

Rothe, H.: Die Größe des Herzens und einiger anderer Organe (Leber, Milz, Nieren) bei der grauen und weißen Hausmaus. Zool. Anz. **105** (1934) 281—286.

Saller, K.: Untersuchungen über die männliche Keimdrüse der weißen Hausmaus. Ein Beitrag zur Frage der Wechselbeziehungen zwischen Keimdrüse und Gesamtkörper und der Bedeutung der Keimdrüsenzwischenzellen. I. Teil: Einleitung, allgemeine Versuchsanordnung und Mengenbestimmungen. Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **80** (1926) 579—668.

— Untersuchungen über das Wachstum bei Säugetieren (Nagern). II. Teil: Das extrauterine Wachstum der männlichen Keimdrüse der weißen Hausmaus. Roux' Arch. **121** (1930) 366—407.

— Untersuchungen über das Wachstum bei Säugetieren (Nagern). III. Teil: Das extrauterine Wachstum der Milz bei der weißen Hausmaus. Roux' Arch. **124** (1931) 298—331.

— Über den Einfluß einseitiger Kastration (Halbkastration) auf die zurückgebliebene Keimdrüse (nach Untersuchungen an männlichen weißen Hausmäusen). Ein Beitrag zur Frage der Wechselbeziehungen zwischen Keimdrüse und Gesamtkörper. Roux' Arch. **129** (1933) 410—441.

Schwarz, E., and H. K. Schwarz: The wild and commensal stocks of the house mouse, Mus musculus Linnaeus. J. Mammal. **24** (1943) 59—72.

Seeliger, H.: Quantitative Untersuchungen an Albinomäusen (Erbreiner Stamm „Agnes Bluhm"). Anat. Anz. **109** (1960) 51—73.

Stieve, H.: Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. II. Beobachtung und Versuche an männlichen Hausmäusen und männlichen Feldmäusen, zugleich ein weiterer Beitrag zur Zwischenzellfrage. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. **99** (1923) 390—570.

Teissier, G.: La relation d'allométrie sa signification statistique et biologique. Biometrics **4** (1948) 14—53.

Warren, F. L.: Relative kidney weight of male and female mice. Nature (London) **146** (1940/41) 367.

Wette, R.: Regressions- und Kausalanalyse in der Biologie. Metrika **2** (1959) 131—137.

Williams, E. J.: Regression analysis. New York: Wiley & Sons (1959).

Zimmermann, K.: Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Ab., Abt. Systematik **78** (1950) 301—322.

Pyemotes zwoelferi, eine neue insektenparasitische Pyemotide aus der Schweiz

Von

Herbert Krczal[1]

Mit 2 Abbildungen

(Eingegangen am 26. Oktober 1962)

Von der European Station des Commonwealth Institute of Biological Control werden seit einiger Zeit Untersuchungen über die natürlichen Feinde der an *Trifolium* lebenden Coleophora-Arten durchgeführt. Das Ziel dieses Forschungsvorhabens ist die biologische Bekämpfung zweier nach Neuseeland verschleppter und dort am Weißklee schädlich gewordener *Coleophora*-Arten.

Im Verlauf der oben genannten Arbeiten wurde von Herrn Dr. H. Zwölfer eine *Pyemotes* spec. gesammelt, die als Parasit auf den Raupen von *Coleophora deauratella* Z. lebt. Diese Milbe wurde mir im Frühjahr vorigen Jahres zur Bestimmung übersandt. Bei der näheren Untersuchung stellte ich fest, daß es sich um eine für die Wissenschaft neue Art handelt. Nach ihrem Entdecker gebe ich dieser Species den Namen *Pyemotes zwoelferi*. Über ihre Biologie wird später von anderer Seite berichtet.

Pyemotes zwoelferi n. sp.

Weibchen: (Abb. 1a—b) Länge: 228 μ, Breite: 90 μ.

Dorsalseite: Der Körper ist wie bei allen bisher bekannten *Pyemotes*-Arten spindelförmig. Er trägt vier Rückenschilde, deren Beborstung von taxonomischer Bedeutung ist. Auf dem ersten, dem sogenannten Propodosomatalschild inserieren drei Borstenpaare von unterschiedlicher Länge. Am längsten sind die hinter den Pseudostigmatalorganen stehenden Setae scapulares externae. Sie überragen im nach vorne gerichteten Zustand die Tarsen des ersten Beinpaares. Die vor ihnen inserierenden Setae scapulares internae sind dagegen sehr kurz. Sie besitzen nur die halbe Länge der Setae verticales. An Hand dieses Merkmales ist das Weibchen von *P. zwoelferi* verhältnismäßig leicht von den sonst sehr ähnlich aussehenden Weibchen der Arten *P. herfsi* Oudemans 1936 und *P. boylei* Krczal 1959 zu unterscheiden. Bei *P. boylei* sind die beiden zuletzt genannten Borstenpaare etwa gleich lang. Bei *P. herfsi* ist dagegen der Längenunterschied zwischen den Setae verticales und den Setae scapulares internae wesentlich geringer als bei *P. zwoelferi*.

Der zweite Rückenschild oder Clypeus trägt die Setae humerales internae und externae. Beide Borstenpaare besitzen ungefähr die gleiche Länge. Sie sind jedoch um ein Drittel kürzer als die auf dem dritten Rückenschild stehenden Setae dorsales. Letztere überragen im Gegensatz zu *P. herfsi* und *P. boylei* mit ihren Spitzen die Ansatzstellen der Setae lumbales. Von diesen sind die externae relativ kurz. Sie erreichen mit ihren Enden gerade noch den Hinterrand ihres

[1] Dr. Herbert Krczal, Institut für Obstkrankheiten, Heidelberg, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Postfach 269.

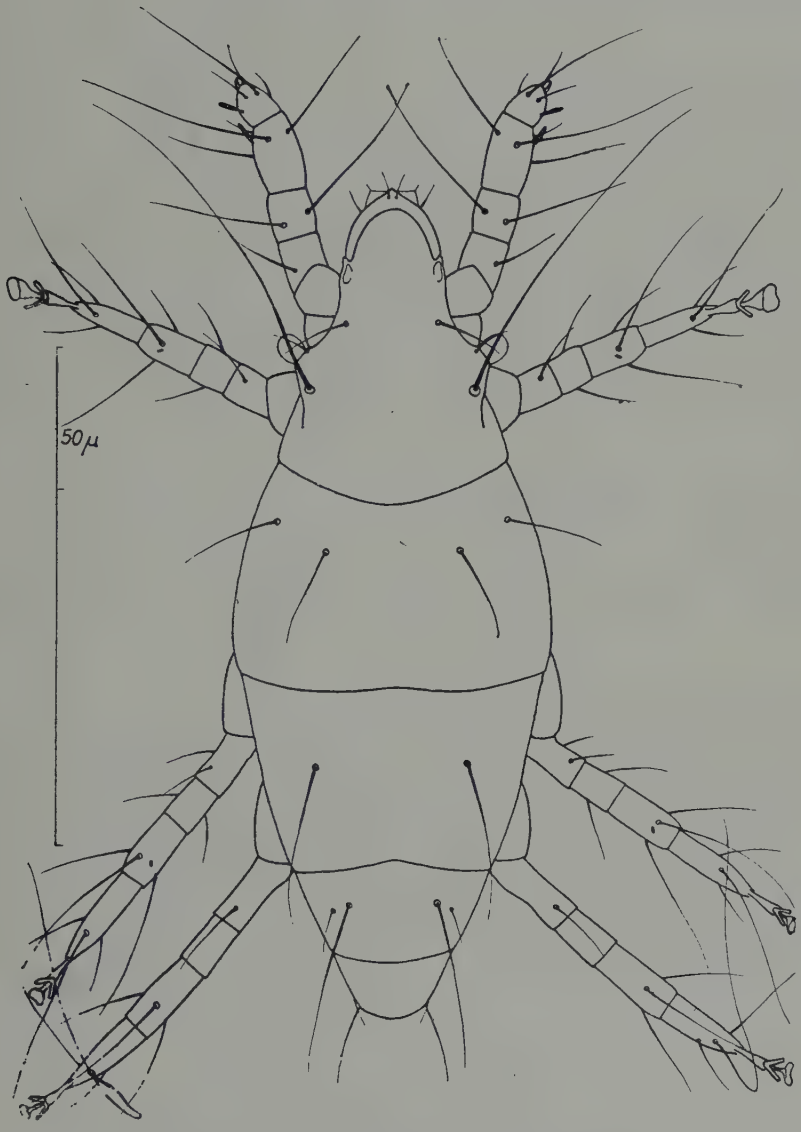


Abb. 1 a. *Pyemotes zwoelferi*, Weibchen, dorsal

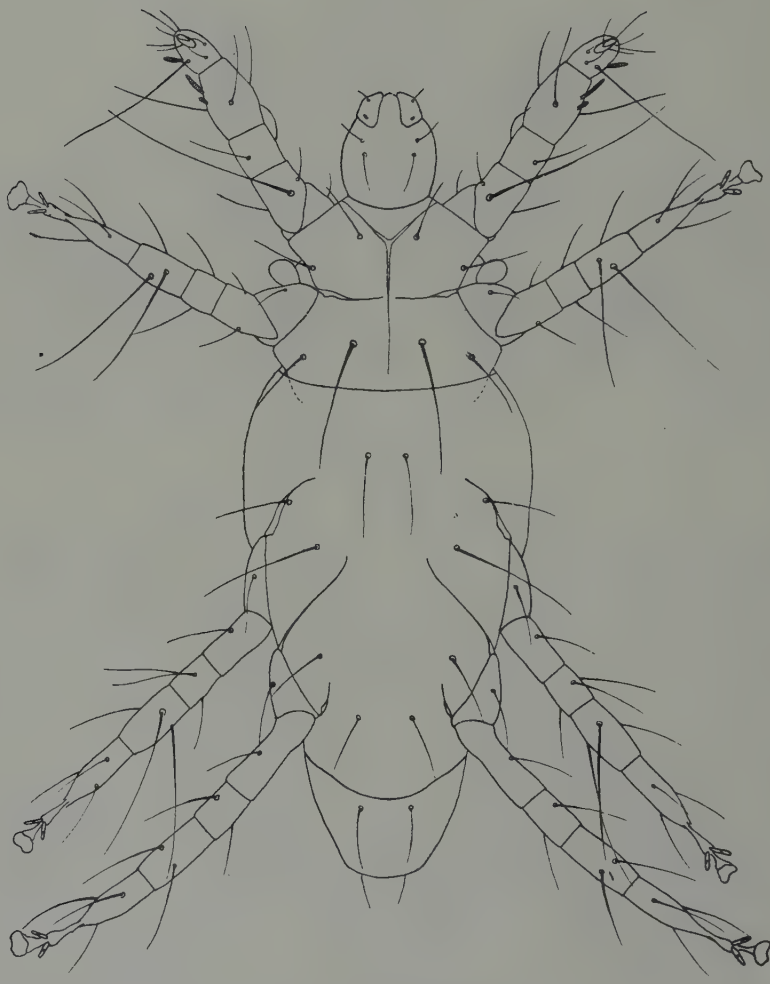


Abb. 1 b. *Pyemotes zwoelferi*, Weibchen, ventral

Rückenschildes; die internae sind dagegen sehr lang und überragen mit etwa einem Drittel ihrer Länge das Körperende. Die beiden letzten Borstenpaare, die Setae sacrales, inserieren am äußersten Rand des letzten Körperabschnittes. Die internae besitzen annähernd die gleiche Länge wie die Setae verticales. Die externae sind dagegen etwa dreimal kürzer.

Ventralseite: Der Verlauf der Coxalleisten entspricht dem anderer *Pyemotes*-Arten. Die Coxen des ersten und zweiten Beinpaares tragen vier Borstenpaare, von denen drei die gleiche Länge besitzen. Es sind dies die Setae coxales I und II externae und die Setae coxales I internae. Das vierte Borstenpaar, die Setae coxales II internae, ist doppelt so lang wie die zuvor genannten Körperhaare. Es überragt im Gegensatz zu den Vergleichsarten mit seinen Enden die Ansatzstellen der Setae praesternales internae. Letztere besitzen etwa die gleiche Länge wie die Setae axillares 1. Die Setae praesternales externae sind die längsten hysterosomatalen Borsten. Sie besitzen etwa die doppelte Länge der inneren und äußeren Poststernalhaare. Das letzte hysterosomatale Borstenpaar, die Setae caudales internae, ist um die Hälfte kürzer als die vor ihnen stehenden Setae caudales externae 1.

Alle vier Beinpaare haben fünf freibewegliche Glieder. Das erste Beinpaar ist nur mit einer Kralle, das zweite, dritte und vierte dagegen mit zwei Krallen und einem Haftlappen bewehrt. Die Tibien II und III sowie die Tarsen I tragen je einen Sinneskolben. Zwei Sinneskolben befinden sich auf den Tibien des ersten Beinpaares. Auf die Beborstung der Beine wird hier nicht näher eingegangen. Sie spielt bei der Unterscheidung der Pyemotes-Arten keine Rolle.

Männchen: (Abb. 2 a—b) Länge: 140 μ, Breite: 88 μ.

Dorsalseite: Körper gedrungen spindelförmig, im Vergleich zum Weibchen plump. Propodosoma und Hysterosoma gut gegeneinander abgegrenzt. Von den drei auf dem Propodosomatalschild stehenden Borstenpaaren sind die Setae verticales die kürzesten. Sie besitzen nur die halbe Länge der Setae scapulares internae. Die Setae scapulares externae sind sehr kräftig und lang. Sie überragen ganz beträchtlich die Tarsen des ersten Beinpaares. Die Setae humerales internae inserieren ein wenig vor den externae und sind etwas kürzer als diese. Die Setae dorsales sind wiederum sehr kräftig und um $^2/_5$ länger als die an den Enden gekrümmten inneren Lumbalhaare. Die Setae lumbales externae sind dagegen fein und kurz. Der Kopulationsapparat trägt zwei ebenfalls sehr feine und kurze Borsten, die wahrscheinlich den Setae sacrales entsprechen.

Ventralseite: Das Sternum I ist wie bei *P. boylei* vollständig ausgebildet. Die Setae coxales I internae sind doppelt so lang wie die externae. Bei den Setae coxales II ist der Längenunterschied geringer. Die externae sind nur wenig kürzer als die internae. Im Gegensatz zu *P. boylei* sind die Setae praesternales internae bei der vorliegenden Art ausgebildet. Sie sind etwas kürzer als die Setae axillares 1. Von den ventralen Körperborsten weisen die Setae praesternales externae die größte Länge auf. Sie erreichen im Unterschied zu den

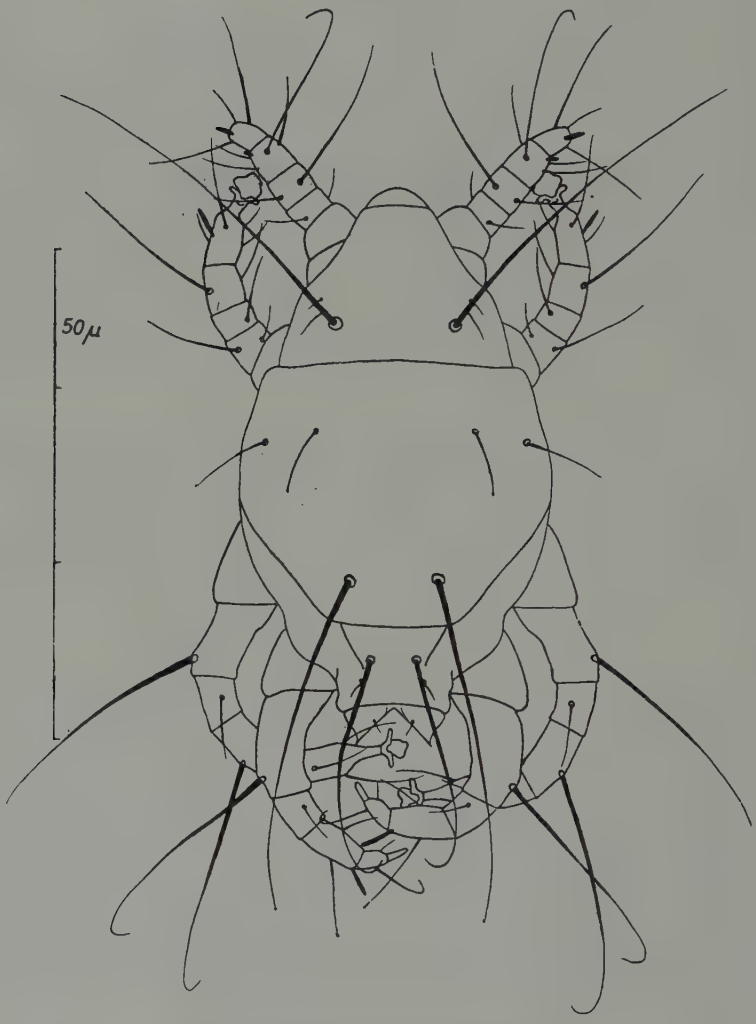


Abb. 2 a. *Pyemotes zwoelferi*, Männchen, dorsal

Abb. 2 b. *Pyemotes zwoelferi*, Männchen, ventral

beiden Vergleichsarten die Ansatzstellen der Setae poststernales internae. Letztere besitzen die gleiche Länge wie die Setae poststerales externae, entspringen aber weiter außen als diese. Auf dem Kopulationsapparat inserieren zwei kurze Borstenpaare, die wahrscheinlich den Setae caudales entsprechen.

Alle Beine besitzen fünf freibewegliche Glieder. Die Ambulacren des ersten und vierten Beinpaares bestehen aus einer Kralle, die des zweiten und dritten aus zwei Krallen und einem Haftlappen. Die Tarsen des ersten und des zweiten Beinpaares sowie die Tibien des zweiten und vierten tragen je einen Sinneskolben.

Fundort: Bellingen bei Müllheim, zweite Novemberhälfte 1960.

Vorkommen: Parasitisch auf den Raupen von *Coleophora deauratella* Z. Typen in meiner Sammlung.

Schrifttum

Krczal, H.: *Pyemotes boylei*, eine neue Pyemotide aus Hawai. Zool. Anz. 163 (1959) 148—152.
Oudemans, A. C.: Neues über *Pediculoides* Targ. Tozz. 1878. Festschr. f. E. Strand 1 (1936) 391—407.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter Nr. 1342 des Presseamtes beim Vorsitzenden des Ministerrates der Deutschen Demokratischen Republik
Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 84/63

Zoologischer Anzeiger

Band 170 Mai 1963 Heft 9-10

Aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Wien

Zur Ökologie systematischer Einheiten bei Nemertinen

Von

Ernst Kirsteuer[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 20. Dezember 1962)

Im Verlauf von zwei Jahren durchgeführte Untersuchungen der nordadriatischen Nemertinenfauna erbrachten ein reichhaltiges Material, dessen weitere Bearbeitung erst zum Teil, die Genera *Tetrastemma, Oerstedia* und *Oerstediella* betreffend, erfolgte (Kirsteuer 1963). Die auf Grund von erstmals quantitativen Aufsammlungen angelegten Tabellen zeigen aber einen für die Verteilung der Faunenkomponenten neuen Gesichtspunkt, der noch vor Abschluß der Gesamtstudie eine vorläufige, kurze Mitteilung gerechtfertigt erscheinen läßt.

Eine Durchsicht der in der Literatur bisher verzeichneten Fundnachrichten ergibt für die marinen Nemertinen keine Beschränkung auf bestimmte Großlebensräume. Wir wissen, daß sowohl die Sedimentböden als auch die Tierbestände primärer und sekundärer Hartböden und das Phytal auf Weichböden und im Felslitoral besiedelt werden, wobei die überwiegende Zahl der Fundorte in den Litoralbereich einzuordnen ist und nur wenige auf das Bathyal entfallen. Hinzu kommt das Pelagial bis etwa zur 4000-m-Isobathe und jüngeren Aufsammlungen zufolge auch das Abyssal und Hadal[2].

Gehen wir jedoch bei der Betrachtung des ökologischen Verhaltens von den einzelnen Arten aus, so weisen diese in den meisten Fällen eine spezifische Substratwahl auf, die sich entweder in Stenöcie oder darin äußert, daß das Hauptvorkommen an einen bestimmten Biotop gebunden ist. Dies tritt bei der von Joubin (1889) und Bürger (1895) unternommenen Aufgliederung der Nemertinenfauna einzelner Küstenabschnitte auf Vertikalregionen wenig hervor, da die angeführten Zonen teils durch Tiefenmeter begrenzt werden, teils auch durch die vom Gezeitenrhythmus abhängige, wechselnde Wasserüberschichtung ausgewiesen sind und ihnen nur selten Biotopcharakter zukommt. Hingegen wird bei Friedrich (1936) an Hand der gegebenen Faunen-

[1] Dr. Ernst Kirsteuer, I. Zoologisches Institut der Universität, Wien I., Dr.-Karl-Lueger-Ring 1.

[2] Ich beziehe mich hier auf eine Aussprache mit Dr. Filatova anläßlich eines Vortrages in Wien. Aus dem Kurilen-Kamchatka-Graben wurden aus einer Tiefe von rund 7000 m Nemertinen eingebracht, sind aber m. W. noch nicht bearbeitet und publiziert.

listen für Schlamm, Sand, Laminarien, Rotalgen und Zostera + Ulva die Art-Biotopbeziehung recht deutlich und kommt auch in der ökologischen Bearbeitung der Nemertinen der Kieler Bucht durch FRIEDRICH (1935) zum Ausdruck.

Es ergibt sich aber neben dem eben erwähnten Zusammenhang noch eine weitere Beziehung zwischen Fauna und Lebensraum, nämlich die von größeren Systemkategorien und Biotopen. RIEDL (1956) hat dieses Faktum schon für Turbellarien aufgezeigt und kommt durch Ordnen von Faunenspektren auf Grund ihrer verwandtschaftlichen Ähnlichkeit zu einer Spektrenreihung, die bei Zuordnung des jeweiligen Biotopes gleichzeitig auch eine Biotopreihung darstellt, welche die natürliche Verteilung der Biotope im marinen Bereich in Deckung mit der Systemabfolge der Gruppe widerspiegelt (vgl. RIEDL 1956, p. 171, Abb. 42). Da die Nemertinen auf eine derart korrespondierende Abfolge von Veränderung der Faunenzusammensetzung und Biotop hin m. W. bisher nicht untersucht wurden, soll in der Folge ein Versuch dazu unternommen werden. Als Ausgangsbasis dienen eigene quantitative Aufsammlungen in der Nordadria, bei denen sandvermengte Schlammböden, Vidalia volubilis — Udotea desfontainii — Mischbestände, Zostera marina, Cystosira barbata und sekundäre Hartböden berücksichtigt wurden, sowie die Ergebnisse von RIEDL (1959), welcher die reinen Tierbestände submerser Höhlen im Tyrrhenischen Meer eingehend auf ihre Nemertinenbesiedlung prüfte.

Um nun auch im vorliegenden Fall die Möglichkeit einer Gegenüberstellung und Reihung zu schaffen, muß innerhalb der einzelnen Nemertinenvergesellschaftungen eine Gruppierung getroffen werden, welche sich naturgemäß auf das nach anatomisch-morphologischen Gesichtspunkten ausgerichtete System der Gruppe stützt. Die Faunen der verschiedenen, zur Rede stehenden Biotope werden dabei vorerst nach großen Systemkomplexen, nach Ordnungen zu gliedern sein, da diese gut umrissene, geschlossene Einheiten darstellen. Bdellonemertini fielen bei den Aufsammlungen keine an und es verbleiben somit Palaeo-, Hetero- und Hoplonemertini, um sie auf ihre Beteiligung am Artengefüge und der Individuendichte zu beleuchten. Insgesamt sind 49 Arten und 1160 Individuen registriert. Die aus substratgleichen Proben resultierende Arten- und Individuenzahl ist für die weitere Auswertung jeweils auf 100% relativiert. Die Aufgliederung ergibt das folgende Bild:

Auf den sandvermengten Schlammböden (18—31 m Tiefe) betrug der prozentuelle Anteil der Palaeonemertini (*Pa.*) an der Artenzusammensetzung (*A*) 14,3%, die Heteronemertini (*He.*) stellten 50% und die Hoplonemertini (*Ho.*) 35,7% der Arten. Von den auftretenden Individuen (*I*) entfielen 53,2% auf *Pa.*, 20,3% auf *He.* und 26,5% auf *Ho.* In Vidalia-Udotea-Mischbeständen (17—20 m Tiefe) ergaben sich für *Pa. A* 9,5%, *I* 0,9%, *He. A* 33,3%, *I* 30% und *Ho. A* 57,2%, *I* 69,1%. Die Zostera marina-Wiesen (1—2 m Tiefe) wiesen eine Nemertinenbesiedlung zu *A* 33,3%, *I* 24% *He.* und *A* 66,7%, *I* 76% *Ho.* auf (es wurde nur der Pflanzenbestand, nicht aber das untergeschichtete Bodensubstrat berücksichtigt). Wie auf Zostera, fehlten auch auf Cystosira barbata (1—4 m Tiefe) die *Pa.*, *He.* waren mit *A* 11,8%, *I* 3,2% und *Ho.* mit *A* 88,2%, *I* 96,8% festzustellen. An der Zusammensetzung der Fauna auf sekundären Hartböden (18—24 m Tiefe) waren alle drei Komponenten beteiligt, und zwar die *Pa.* mit *A* 6,3%, *I* 0,8%, *He.* mit *I* 31,2%, *I* 28,7% und *Ho.* mit *A* 62,5%, *I* 70,5%. Die auf von RIEDL (1959) durchgeführte Untersuchungen zurückgehenden Werte für die

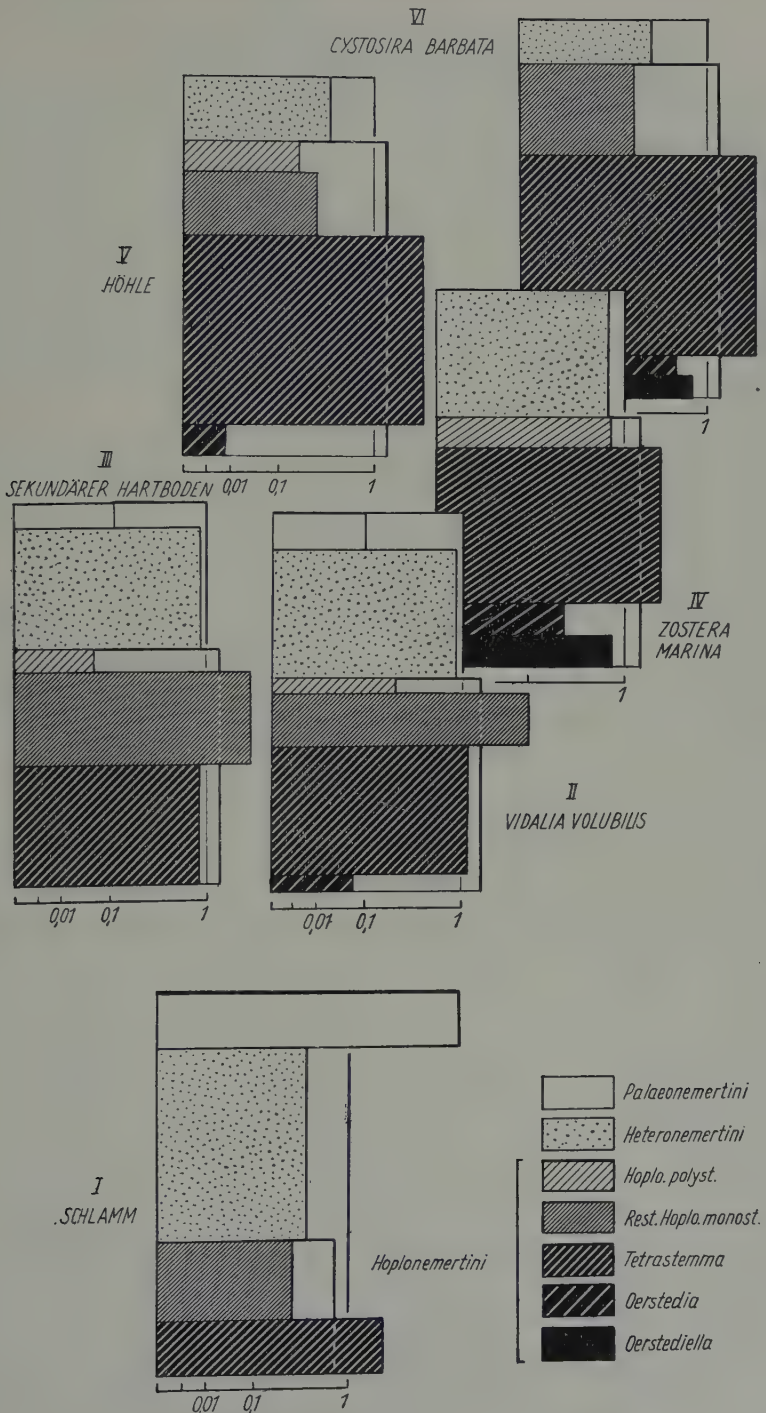


Abb. 1. Spektrenreihe der mediterranen Faunen, geordnet nach deren verwandtschaftlicher Ähnlichkeit

Nemertinenvergesellschaftung auf Tierbeständen unterseeischer Höhlen liegen für *He.* bei *A* 16,6%, *I* 6,5%, für *Ho.* bei *A* 83,4%, *I* 93,5%, *Pa.* fehlten.

Ich möchte bei der Aufgliederung nun noch etwas ausführlicher werden, mich dabei aber nur auf die Ordnung Hoplonemertini beziehen, da die Repräsentanten dieses Verwandtschaftskreises (abgesehen von den spezialisierten Pelagica) weiter abgeleitete Formen darstellen und sich die Frage aufwirft, ob dies auch in ihrem ökologischen Verhalten zum Ausdruck kommt. Was diese weitere Gruppierung betrifft, so soll die Unterordnung Hoplonemertini polystilifera (*Ho.* polyst.) gesondert ausgewiesen werden, während die Hoplonemertini monostilifera (*Ho.* monost.) insofern detaillierter betrachtet sind, als die drei systematisch höchst stehenden Genera Tetrastemma, Oerstedia und Oerstediella herausgegriffen und die verbleibenden restlichen *Ho. monost.* zusammengefaßt angeführt werden.

Daraufhin nun untersucht, ergeben sich für die vermischten Schlammböden folgende Werte: *Ho.* polyst fehlen, Tetrastemma *A* 14,3%, *I* 20,2%, restliche *Ho.* monost. *A* 21,4%, *I* 6,3%. Auf Vidalia-Udotea zeigt die Aufteilung *A* 4,8%, *I* 1,1% *Ho.* polyst., *A* 33,3%, *I* 35,7% Tetrastemma, *A* 4,8%, *I* 0,3% Oerstedia und *A* 14,3%, *I* 32%, restliche *Ho.* monost. In den Zostera-Wiesen sind *A* 8,3%, *I* 6,5% *Ho.* polyst., *A* 41,6%, *I* 60,8% Tetrastemma, *A* 8,3%, *I* 2,1% Oerstedia, *A* 8,3%, *I* 6,5% und keine restliche *Ho.* monost. registriert worden. In den Cystosira barbata-Beständen fehlten die *Ho.* polyst., an Tetrastemma waren *A* 52,9%, *I* 86%, Oerstedia *A* 5,9%, *I* 2,7%, Oerstediella *A* 5,9%, *I* 4%, restliche *Ho.* monost. *A* 23,5%, *I* 4,1%. Auf den sekundären Hartböden war eine Gliederung in *Ho.* polyst. *A* 6,3%, *I* 0,4%, Tetrastemma *A* 31,2%, *I* 28,4%, restliche *Ho.* monost. *A* 25%, *I* 41,6% festzustellen, auf den Tierbeständen der Höhlen *Ho.* polyst. *A* 8,3%, *I* 1,5%, Tetrastemma *A* 50%, *I* 86,9%, Oerstedia *A* 8,3%, *I* 0,5%, restliche *Ho.* monost. *A* 16,7%, *I* 4,5%.

Die oben angeführten Prozentwerte der festgelegten Kategorien liefern die Grundlage zur Erstellung der einzelnen Faunenspektren, wie sie in Abbildung 1 dargestellt sind. Entlang der Ordinate (Gesamthöhe = *A* 100%) sind entsprechend ihrer systematischen Reihenfolge die Gruppen mit ihrer prozentuellen Beteiligung am Artengefüge aufgetragen. (Die Individuenmenge *I* % ist durch die Fläche der jeweils aufliegenden Rechtecke ausgedrückt $\left(\frac{I\,\%}{A\,\%} = \text{Abszissenseite der Rechtecke}\right)$.

Aus dem Vergleich der zur Verfügung stehenden Spektren ist zu ersehen, daß zwischen den einzelnen Faunen, je nach Gegenüberstellung mehr oder weniger große Unterschiede auftreten, Komponenten reduziert sind, andere an Umfang zunehmen. Ordnet man nun die Spektren nach ihrer verwandtschaftlichen Ähnlichkeit, so zeigt sich, daß der Wechsel im Gefüge kein willkürlicher ist, sondern mit einer nicht zu übersehenden Regelmäßigkeit vor sich geht. In Abbildung 1 sind die Spektren nach dem Anteil der Ordnungen an der Fauna gestuft. Das Gros der Palaeonemertinen ist in Spektrum I zu finden, in Spektrum II treten sie weitgehend zurück und scheinen mit ihrem Minimum in Spektrum III auf. Die Heteronemertinen sind in allen vorliegenden Spektren repräsentiert, verlieren aber gleich den Palaeonemertinen zusehends an Bedeutung für das Artengefüge, wenn wir ihre Beteiligung an diesem von Spektrum I bis VI verfolgen. Parallel dazu ordnen

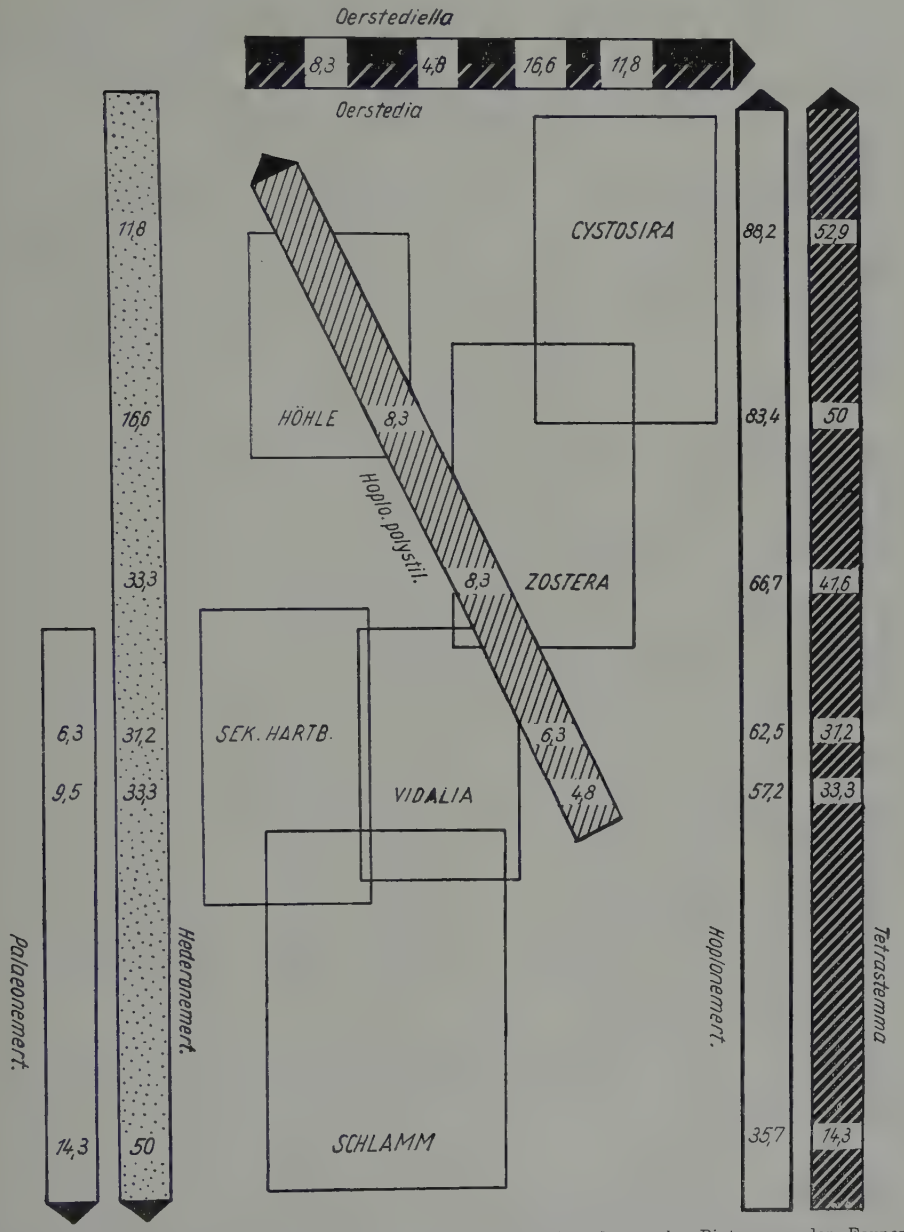


Abb. 2. Das natürliche Feld der Lebensräume (erhalten durch Zuordnung der Biotope zu den Faunenspektren in Abb. 1) in Beziehung gebracht mit der kontinuierlichen Veränderung des Faunengefüges. (Zusammengehörendes ist in gleicher Höhe beschriftet)

sich die Hoplonemertinen, allerdings verkehrt proportional, indem nämlich ihr geringster Anteil in Spektrum I zu ersehen ist und dann schrittweise ihr Volumen stark zunimmt. In dieser nach statistischen Werten er-

folgten faunistischen Gruppierung zeigen somit die Reihen der Systemordnungen eine konforme Wechselbeziehung, deren Ergebnis die kontinuierliche Veränderung des Faunencharakters im Spektrenfeld (Abb. 1) ist.

Ordnen wir nun innerhalb der gewonnenen Spektrengruppierung den einzelnen Faunen die Biotope zu, denen sie entstammen, so erhalten wir eine Reihung der Biotope, die von Schlammböden über Vidalia-Udotea-Bestände und sekundäre Hartböden zu Zostera-Wiesen, Höhlen und letztlich zu den Cystosira-Beständen führt und diese Abfolge gibt weitestgehend ein Bild der natürlichen Lagebeziehung der Biotope in ihrer vertikalen Verteilung (vgl. auch Abb. 2).

In dem Schema der aufgefundenen deckungsgleichen Faunen- und Biotopreihe hebt sich nun insofern ein ökologisches Verhalten der zur Diskussion stehenden Kategorien ab, als die an der Basis des Systems befindlichen Palaeonemertinen, mit ihrem Arten- und Individuenmaximum auf Schlamm, rasch aus dem Faunengefüge zurücktreten (bis sekundäre Hartböden), die Heteronemertinen wohl die ganze Biotopreihe durchlaufen, aber aufsteigend mehr und mehr an Umfang einbüßen, während die Hoplonemertinen kontinuierlich zunehmend erst im ebbenahen Phytal ihr Maximum erreichen. Zurückgreifend auf die weitere Gliederung der Hoplonemertinen ist zu bemerken, daß auch die kleineren Systemgruppen in diese Beziehungskette einzufügen sind. Die Hoplonemertini polystilifera nehmen hinauf zu den Höhlen zu, ebenso zeigen auch die Hoplonemertini monostilifera eine Zunahme der Häufigkeit und kommen in den seichten Pflanzenbeständen (Cystosira barbata) sowohl qualitativ als auch quantitativ zur vollen Entfaltung, wobei innerhalb der Reihe zuerst Tetrastemma, dann Oerstedia und letztlich Oerstediella im Spektrum aufscheinen. Mit der systematischen Unterteilung der Hoplonemertinen ist auch eine Differenzierung des ökologischen Verhaltens zu beobachten, indem die polystiliferen Vertreter vom Phytal gegen die benachbarten sekundären Hartböden und Tierbestände der Höhlen tendieren, die Monostilifera, vor allem auch in ihrer weiteren Gliederung, eine starke Phytalbeziehung erkennen lassen (vgl. Abb. 2).

Untersuchungen der Kalkalgentrottoirs erweisen, daß in diesem extremen Lebensraum an der oberen Grenze des Eulitorals fast ausschließlich Hoplonemertini monostilifera vorkommen. Nach Delmare Debouteville und Bougis (1951) ergäbe sich ein Verhältnis von *He. A* 33,4% zu *Ho.* monost. *A* 66,6%, basierend allerdings auf insgesamt drei registrierten Arten, mit denen fraglos nur ein Bruchteil der Nemertinenfauna erfaßt wurde und das Gefüge darf noch nicht als signifikant angesehen werden. Dafür sprechen auch eigene Aufsammlungen an dem vergleichsweise schwach ausgebildeten *Tenarea tortuosa*-Trottoir (der Insel San Giovanni in der Nordadria), die 14 Arten erbrachten und eine Faunenzusammensetzung von *He. A* 7,2% und *Ho.* monost. *A* 92,8% demonstrierten. Dieser Biotop wäre in Abbildung 1 und 2 an Cystosira barbata anzuschließen und würde die Reihen harmonisch ergänzen. Leider ist

das Material meiner Kollektion verlorengegangen, so daß ich mich hier mit diesem Hinweis begnügen muß.

Daß die Faunenveränderung nach der Systemabfolge der Kategorien (von den Palaeo- zu den Hetero- und Hoplonemertinen betrachtet) in korrelierter Ab- und Zunahme gleichgerichtet mit der natürlichen Biotopreihe voranschreitend, nicht einen speziellen Fall für das mediterrane Untersuchungsgebiet darstellt, zeigen die Verteilungsverhältnisse der Nemertinenfauna in nordeuropäischen Meeren. Der von FRIEDRICH (1936) gegebenen Zusammenstellung der auf Schlamm, Sand, Rotalgen, Laminarien und Zostera + Ulva auftretenden Nemertinenarten ist nach Durchsicht eine Gliederung (nach Systemordnungen) der Populationen zu entnehmen, wie sie in den Spektren (Abb. 3 a) veranschaulicht ist. Die Fauna für Fels ist dabei aus Gründen der Vorsicht unberücksichtigt geblieben, da dem marinen Felsgrund fast durchweg ein Pflanzenbestand oder Tieraufwuchs zukommt, nach bisherigen Erfahrungen auf nacktem Fels ein Nemertinenvorkommen kaum zu erwarten ist und über ein etwaiges Auftreten von Arten in Bohrlöchern keine näheren Angaben vermerkt sind. In Abbildung 3 a sind die Spektren der nordischen Nemertinenfaunen gemäß ihrer verwandtschaftlichen Ähnlichkeit wieder in Reihung gebracht und aus der Gruppierung ist unschwer die natürliche Biotopreihe abzulesen. Bei Gegenüberstellung zum mediterranen Spektrenfeld (Abb. 3 b) ist weiter zu sehen, daß in derselben Richtung gelesen, gleiche Systemeinheiten annähernd gleichartig an der Populationsstruktur beteiligt sind. Geringfügige faunistische Unterschiede zwischen den beiden aufgezeigten Reihen bedürfen noch einer näheren Prüfung.

Ein Vergleich der Schlammspektren läßt die nordische Schlammfauna im Gesamtcharakter primitiver erscheinen als die adriatische. Nun habe ich schon eingangs darauf hingewiesen, daß mein entsprechendes Material auf sandvermischtem Schlamm aufgesammelt wurde, die bei FRIEDRICH (1936) festgelegten Fundverhältnisse ergeben hingegen, daß im nordischen Spektrum fast durchweg Bewohner reiner Schlammböden zusammengefaßt sind. Das unterschiedliche Gefüge muß daher wieder als Ausdruck der Beziehung von Faunenzusammensetzung und Eigenart des Substrates aufgefaßt werden, und die Zunahme der Palaeonemertinen von vermischtem zu reinem Schlamm zeigt ja folgerichtig die im Rahmen der faunistisch-ökologischen Reihe zu erwartende Extremierung der Fauna. Ob diese aber letztlich in den nordeuropäischen Meeren oder im Mediterran ihr stärkstes Ausmaß erreicht, bleibt so lange in Frage gestellt, bis auch die reinen Schlammböden des Mittelmeeres eingehend auf ihre Nemertinenbesiedlung hin untersucht sind. Derzeit ist dazu nur festzustellen, daß die meisten der Palaeonemertinenarten und unter diesen wieder die urtümlichsten Organisationstypen aus dem nordatlantischen Raum bekannt wurden (dabei ist aber zu bedenken, daß dies das sorgfältigst untersuchte Gebiet ist), und daß vom Norden gegen den Äquator zu die Palaeonemertinen immer stärker zurücktreten, wie ich dies auch schon bei erster Durchsicht von Schlamm-Nemertinenmaterial aus dem Roten Meer und von Madagaskar bestätigt fand.

Weiter muß auffallen, daß im nordischen Zostera + Ulva-Spektrum noch Palaeonemertinen ausgewiesen sind, nach Erfahrungen aus der Adria hier aber keine zu erwarten wären. Eine Erklärung dafür möchte ich darin sehen, daß wir im Zostera + Ulva-Spektrum eine Mischfauna vor uns haben, kombiniert aus einer Sediment- und Phytalgesellschaft. Zostera-Bestände sind an sich schon ein Indikator für Weichböden, Ulva, wohl auf Fels wachsend, tritt ge-

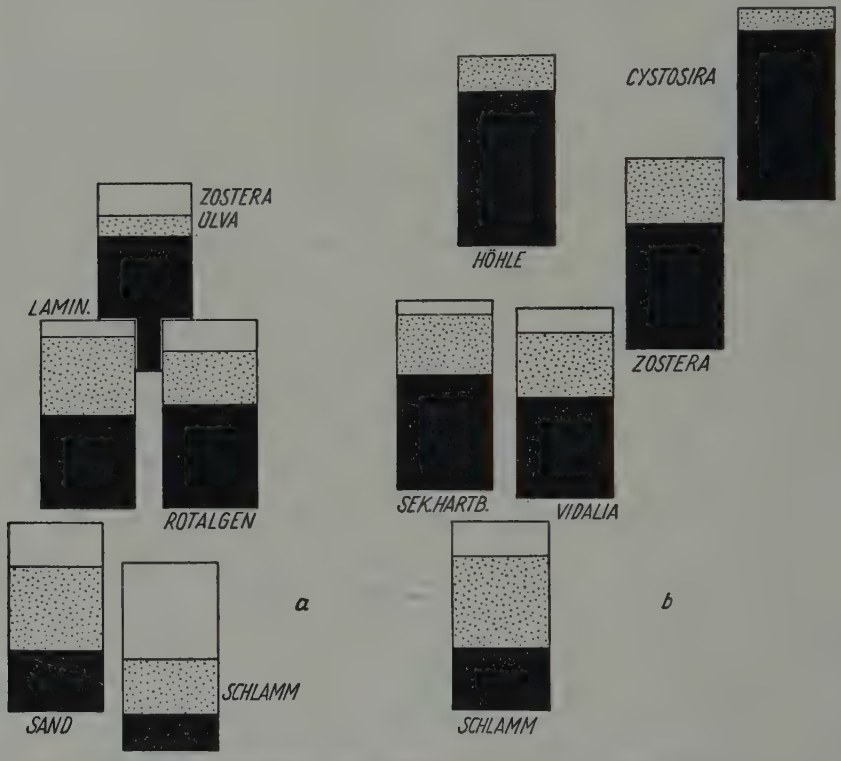


Abb. 3. Gegenüberstellung der nordischen Spektrengruppierung (*a*) zur mediterranen (*b*). Stark vereinfacht. Weiß = Palaeonemertini, punktiert = Heteronemertini, schwarz = Hoplonemertini

meiniglich an jenen Stellen auf, wo infolge geringer Wasserturbulenz Sedimentation zu verzeichnen ist. Da den Angaben bei FRIEDRICH (1936) auch Nachrichten älterer Autoren eingeschlossen sind (leider wurden die Fundverhältnisse in den Originalarbeiten meist so ungenau gehalten, daß eine zuverlässige Substratvorstellung nicht zu gewinnen ist), muß eingedenk der damaligen Sammelmethoden mit Recht angenommen werden, daß sowohl Sediment als auch überlagerte Pflanzenbestände vermengt in den Proben eingebracht wurden. Bestärkend in dieser Annahme wirken die Ergebnisse exakter Untersuchungen der Nemertinenfauna der Kieler Bucht, welche wir FRIEDRICH (1935) verdanken und die zeigen, daß die Palaeonemertinen dieses Gebietes auf Schlick und Schlamm und wenn überhaupt in der Zosteraregion, sodann nur zwischen dem Wurzelwerk der Bestände, also im Sediment angetroffen werden.

Die Tatsache, daß in den hochgelegenen „Phytalgebieten" noch Palaeonemertinen auftreten, steht nun mit unserer Faunen-Biotop-Reihung nicht weiterhin in Widerspruch, sie zeigt vielmehr, daß die Faunen primär nicht durch Tiefenhorizonte zu charakterisieren sind, sondern die Substratart für das Gefüge das Wesentliche zu sein scheint. Das Biotopfeld bringt ja nur die Abfolge der Lebensräume nach ihrer jeweils häufigsten und signifikantesten Anordnung im Meer (in Übereinstimmung mit der Verwandtschaftsreihe von Faunen!). Feinsedimentböden sind aber nicht ausschließlich in der Tiefe anzutreffen (wenngleich dort am dominantesten), sondern reichen vereinzelt, wenn es die physikalischen Faktoren erlauben, auch in die oberen Litoralbezirke hinein, werden dann jedoch meist von Pflanzenbeständen überdeckt. Mit diesem Ausstrahlen des Sedimentes zeichnet sich auch ein solches der Fauna ab. Eine von den vermutlich in der Mehrzahl vorhandenen, vom Zentrum wegführenden Faunenstraßen verläuft vom Schlammboden in das Zosteragebiet. Wieder darf ich auf Untersuchungsergebnisse von FRIEDRICH (1935, pp. 356—358) zurückgreifen, die es gestatten, die komplexe Zosteraregion in Schichten (Benthal und Phytal) zerlegt zu betrachten (vgl. Abb. 4). Spektrum I liefert, etwas vergröbert, das Bild einer Weichbodengesellschaft, die unter das Phytal eingeschoben ist, während Spektrum II weitestgehend jenen Faunencharakter erkennen läßt, wie er in Abb. 1 für reine Zostera darzustellen war. Gleichzeitig ist aber auch zu sehen (bei Gegenüberstellung der beiden Spektren in Abb. 4), daß die über einen ganzen Litoralquerschnitt (vom Schlamm zum oberen Phytal) zu verfolgende systematisch-ökologische Beziehungsreihe in verkürzter Form innerhalb der Biotopschichtung wieder auftritt. Im Falle des zur Diskussion stehenden Zosteragebietes finden sich die Palaeonemertinen im Sediment, unter den Heteronemertinen sind solche, die im Sediment und im Pflanzenbestand und solche, die nur auf den Pflanzen registriert wurden, die Ordnung nimmt wieder vermittelnde Stellung ein, und die Hoplonemertinen sind auf die Phytalschicht beschränkt (vgl. FRIEDRICH 1935, pp. 356—358).

Für die beiden abgehandelten Gebiete (Mediterran und nordeuropäische Meere) wurden, von der Faunenverwandtschaft ausgehend, Reihen aufgefunden, innerhalb welcher sich durch die ökologischen Ansprüche der Komponenten Vorkommenstendenzen abzeichneten, u. a. für die Palaeonemertinen eine offensichtlich starke Sedimentbeziehung, die durch ihre Zunahme zu den Schlammböden richtungsweisend zum Ausdruck kommt (in beiden vorliegenden Reihen mit ihrem Maximum auf Schlamm). Nun stammen die dafür ausgewerteten Proben aus Tiefenhorizonten (30—100 m), wo im allgemeinen noch nicht das Hauptvorkommen der Schlamme liegt, und es wäre bei einer hypothetischen Fortsetzung der Reihe nach unten zu (d. h. in das Zentralgebiet der Fein- und Feinstsedimentböden der Bathyal-, Abyssal- und Hadalregion) einer immer extremer werdenden Veränderung der Fauna zugunsten der Palaeonemertinen zu vermuten. Leider sind, was das Nemertinenvorkommen betrifft, diese Regionen äußerst spärlich untersucht, so daß eine objektive Stellung-

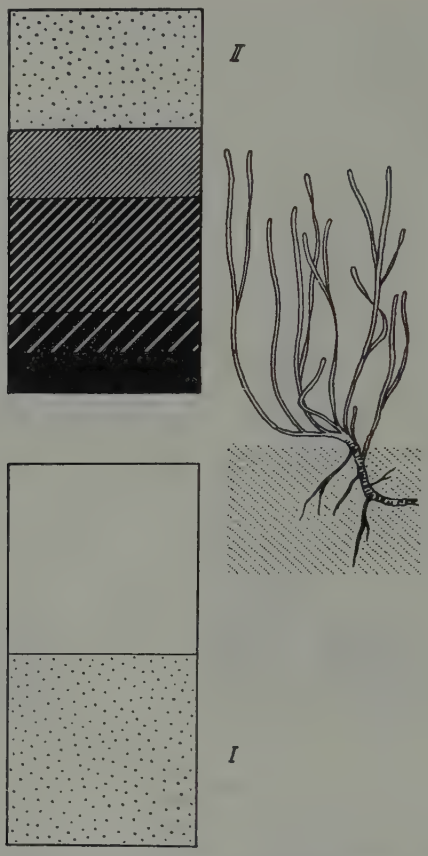


Abb. 4 Aufgliederung der Nemertinenbesiedlung eines nordischen Zostera-Bestandes in benthale (I) und phytale (II) Faunenkomponente (nach Angaben bei Friedrich 1935). Die ausgewiesenen Systemkategorien sind wie in Abbildung 1 gekennzeichnet

nahme zweifellos noch unmöglich ist und weiteres, umfangreiches Nachrichtenmaterial abgewartet werden muß. Die wenigen einschlägigen Beobachtungen verleiten allerdings dazu, für die Tiefsee nicht unbedingt die primitivste Nemertinenfauna anzunehmen. Aus der oberen Bathyalregion sind vorerst Hetero- und Hoplonemertinen gemeldet, die aber mutmaßlich auch das tiefere Litoral bewohnen (Friedrich 1936) und vom tieferen Bathyal wurden mehr Hetero- als Palaeonemertinen bekannt. Eine weitere Zunahme der Palaeonemertinen ist daraus nicht ersichtlich. Es ließe sich dies, unter einer historischen Perspektive betrachtet, aber mit jenen Anschauungen (an Hand anderer Tiergruppen gewonnen) erklären und in Einklang bringen, denen zufolge die Hadalfauna von der Abyssalregion her eingewandert sei (Wolff 1960), die Abyssal- und Bathyalfauna aber an sich schon von einer seichter lebenden Fauna abgezweigt zu denken wäre (Menzies, Imbrie u. Heezen 1961). Bei Verallgemeinerung hätten wir dann auch für die Nemertinen das Ausgangsgebiet im Schelfbereich

zu suchen, auf Schlammböden, wie die urtümlichsten Repräsentanten der rezenten Palaeonemertinen durch ihre bevorzugte Substratwahl erkennen lassen (vgl. dazu HYLBOM 1957 u. RIEDL 1960). Damit wären aber auch nach zwei Richtungen hin Faunenreihen zu erwarten. Die eine, zum Eulitoral aufsteigende, mit zunehmender Gliederung des Substrates und differenzierteren Klimata auch in ihrer systematischen Zusammensetzung sich stark verändernd, war schon aufzuzeigen. Die zweite, die bei vergleichsweise wenig schwankenden Bodenverhältnissen und Klimafaktoren in die Tiefsee führt (sie kann nur vermutet werden), wird wahrscheinlich keine so extreme Verschiebung im Gefüge der Systemkategorien beinhalten und an ihrem Ende noch eine größere verwandtschaftliche Affinität zur Ausgangsfauna aufweisen als dies bei einer gezeitennahen Phytalgesellschaft der Fall ist.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden primär Nemertinenpopulationen unterschiedlicher Biotope eines nordadriatischen Küstenabschnittes, ergänzt durch die Nemertinenfauna unterseeischer Höhlen im Tyrrhenischen Meer (RIEDL 1959) auf ihre verwandtschaftliche Ähnlichkeit hin vergleichend betrachtet. Die auf Grund statistischer Werte erkennbare korrelierte Ab- und Zunahme im Arten- und Individuenvolumen der eingangs festgelegten Systemkategorien erlaubte eine harmonische Reihung der Faunen. Nachdem den einzelnen Faunen innerhalb der Reihe ihre Biotope zugeordnet wurden, zeigte sich, daß die damit gewonnene Biotopreihe weitestgehende Übereinstimmung mit der natürlichen Gruppierung der Lebensräume im Meer aufwies, mit anderen Worten, durch das ökologische Verhalten der Kategorienrepräsentanten ergibt sich ein Bild, welches der Projektion des auf morphologischen Merkmalen aufgebauten Systems der Gruppe in das natürliche Feld der Lebensräume entspricht. Diese Faunenveränderung nach der Systemabfolge in Deckung mit der Biotopreihe konnte mittels der bei FRIEDRICH (1935, 1936) gemachten Angaben auch für die nordeuropäischen Meere nachgewiesen werden. Kleinere faunistische Unterschiede zwischen nordischer und mediterraner Spektrenreihe waren als Ausdruck der engen Beziehung von Populationsstruktur und Substrateigenart zu erklären und verwiesen darauf, daß die Faunen nicht nach Tiefenhorizonten zu charakterisieren sind und daß die in den Reihen implizierte bathymetrische Gliederung nur dem häufigsten Auftreten der Biotope entspricht. Durch die bevorzugte Substratwahl der Palaeonemertinen, d. h. ihre starke Bindung an Feinsedimentböden, war bei der Frage nach Extremierung der Fauna eine Richtung gegeben und gemäß der erhaltenen Reihen mußte die primitivste Fauna auf tieferen, reinen Schlammböden angenommen werden, mutmaßlich jedoch nicht am unteren Ende der vorerst nur hypothetisch fortzusetzenden Faunen-Biotopreihe, sondern schon im Schelfbereich, wie dies durch das derzeit noch sehr spärliche Nachrichtenmaterial angedeutet wird.

Schrifttum

Bürger, O.: Die Nemertinen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 22. Monographie (1895).

Delamare Debouttéville, Cl., und P. Bougis: Recherches sur le trottoir calcaires effectuées à Banyuls pendant le stage d'été 1950. Vie et Milieu **2** (1961) 161—181.

Friedrich, H.: Studien zur Morphologie, Systematik und Ökologie der Nemertinen der Kieler Bucht. Arch. f. Naturgesch. N. F. **4** (1935) 193—375.

— Nemertini. Grimpe und Wagler, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 4 d (1936).

Hylbom, R.: Studies on palaconemerteans of the Gullmar Fiord area (West Coast of Sweden). Ark. Zool. **10** (1957) 539—582.

Joubin, L.: Sur la repartition des Nemertes dans quelques localites des côtes de France. Compt. Rend. **109** (1889) 231—233.

Kirsteuer, E.: Beitrag zur Kenntnis der adriatischen Nemertinen (Genera *Tetrastemma, Oerstedia, Oerstediella*). Zool. Jahrb. **80** (1963) (im Druck).

Menzies, R. J., J. Imbrie und B. C. Heezen. Further considerations regarding the antiquity of the Abyssal Fauna with evidence for a changing Abyssal Enviroment. Deep Sea Research **8** (1961) 79—94.

Riedl, R.: Zur Kenntnis der Turbellarien adriatischer Schlammböden sowie ihrer geographischen und faunistischen Beziehungen. Thalassia jugoslavica **1** (1956) 69—182.

— Das Vorkommen von Nemertinen in unterseeischen Höhlen. Ergebn. Österr. Tyrrhenia-Exped. 1952, Teil XV. Pubbl. Staz. Zool. Napoli Suppl. **30** (1959) 529—590.

— Neue nordatlantische Formen von adriatischen Schlammböden. Zool. Anzeiger **165** (1960) 297—311.

Wolff, T.: The hadal community, an introduction. Deep Sea Research **6** (1960) 95—124.

On the so-called "Ileum" of Heteroptera

By

J. Bahadur[1]

Mit 10 Abbildungen

(Eingegangen am 20. Dezember 1962)

Introduction

In the terrestrial Heteroptera, the hind gut is usually differentiated into two parts, generally designated as the ileum and the rectum. Hood (1937), Harris (1938) etc., have studied the histology of these structures and doubt if the heteropteran ileum is true ileum, and the former author calls it 'pylorus'. Although only embryological studies can determine the true nature of these parts, the author has attempted to give detailed accounts of the 'ileum' of several bugs and in view of its disputed nature called it the 'excretory vesicle'. The development of the 'vesicle' has been described earlier (Srivastava and Bahadur 1961). In the present paper an attempt has been made to determine the true morphological nature of the 'vesicle' or 'ileum' on the basis of the developmental and morphological observations included there.

[1] Dr. Jagdish Bahadur, Department of Zoology Vikram University, Gwalior (India).

Material and Technique

The following eighteen insects were employed for the morphological study:

Pentatomidae	(1) *Aspongopus janus*
	(2) *Nezara viridula*
	(3) *Halys dentata*
	(4) *Dolycoris baccarum*
	(5) *Bagrada picta*
	(6) *Eysarcoris montivagus*
	(7) *Cydnus indicus*
Scutelleridae	(8) *Fitha ardens*
Coreidae	(9) *Leptocorisa acuta*
	(10) *Cletus pugnator*
	(11) *Cletomorpha kirbyi*
Coreizidae	(12) *Corizus rubicundus*
Lygaedae	(13) *Lygaeus hospes*
	(14) *Graptostethus servus*
Pyrrhocoridae	(15) *Dysdercus koenigi*
Tingidae	(16) *Urentius echinus*
Reduviidae	(17) *Harpactor marginalis*
Cimicidae	(18) *Cimex rotundatus*

The insects were dissected in Ringer's solution under a stereoscopic binocular microscope. For histological studies, the material was fixed in Bouin's picro-formol and dehydrated in the usual way. Sections were cut at 5 to 8 micra and stained with Delafield's or Haidenhain's haematoxylin, counter stained with eosin.

Observations

Anatomical

The number of the vesicles varies between one, two and four. The hind gut in terrestrial heteropterans is represented by a large pear-shaped rectum above which lies the vesicle in between the mid gut and the rectum. The vesicle receives the two pairs of Malpighian tubules. Four types of arrangements have been noted on the basis of the number of the vesicles and their relationship with the gut.

In the first type of arrangement, there is a single vesicle which lies between the mid gut and the rectum (fig. 1). The openings of the four Malpighian tubules are situated into two pairs, with the openings of the two tubules being very close but the openings of the two pairs being far apart. Such arrangement is seen in *Cydnus indicus, Fitha ardens, Leptocorisa acuta, Cletus pugnator, Cletomorpha kirbyi, Corizus rubicundus, Lygaeus hospes* and *Graptostethus servus.* In *Corizus rubicundus,* the two Malpighian tubules of a pair unite to form a common canal before opening into the vesicle.

In the second type of arrangement also there is a single vesicle, but it communicates ventrally with the posterior end of the mid gut so that it lies ventral to the main alimentary canal (fig. 2). The arrangement of the openings of the Malpighian tubules resembles that of the first type. Such a condition is met with in *Nezara viridula* and *Dolycoris baccarum.*

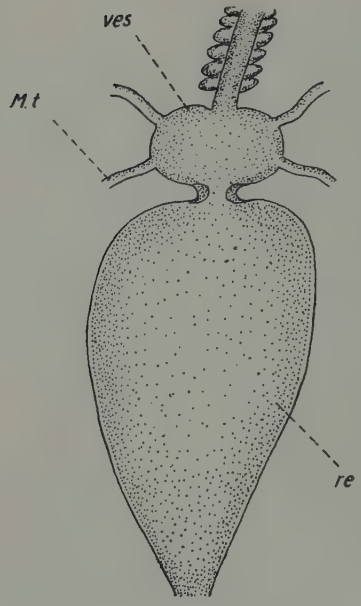


Fig. 1

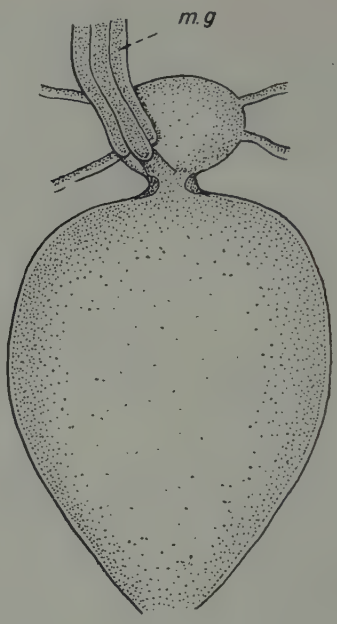


Fig. 2

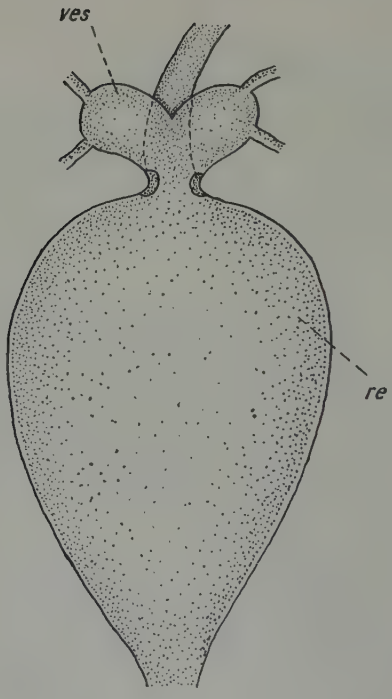


Fig. 3

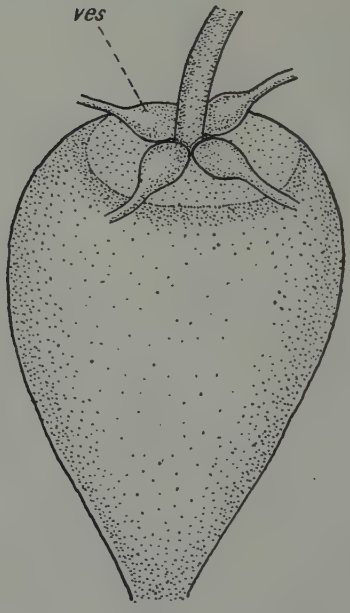


Fig. 4

In the third type of arrangement, the single vesicle is partly divided into two which lie dorsally to the alimentary canal to form a common chamber opening into the mid gut (fig. 3). Each vesicle bears the openings of a pair of Malpighian tubules. This type of arrangement is seen in *Halys dentata, Bagrada picta, Eysarcoris montivagus* and *Dysdercus koenigi.*

In the fourth kind of arrangement, the vesicle is divided into four and into each opens a single Malpighian tubule (fig. 4). This arrangement is similar to that described in *Rhodnius prolixus* (WIGGLESWORTH 1931) and is also met with in *Urentius echinus, Harpactor marginalis* and *Cimex rotundatus.* The vesicles appear to form a rosette around the opening of the mid gut into the rectum and unite posteriorly to enclose a small common chamber communicating with the rectum.

Histological

In *Leptocorisa acuta,* the single vesicle is lined by small columnar cells measuring about 11×14 micra (fig. 5) and with a nucleus in each cell in the basal part measuring 7 to 11 micra in diameter. The cytoplasm is dense and takes a deep eosin stain. The cells are surrounded by feebly developed circular and longitudinal muscles. The opening of the mid gut into the vesicle is guarded by a valve. Similarly, the opening of the vesicle into the rectum is also guarded by a proctodeal valve which projects into the rectum and possesses a strong layer of circular muscle fibres and some longitudinal fibres. The epithelium is reduced and the chitinous intima of the rectum extents to cover it but advances no further into the vesicle.

The double vesicles in *Dysdercus* are lined by tall, swollen tipped cells (fig. 6) varying in height from 18 to 54 micra. The cytoplasm is dense and

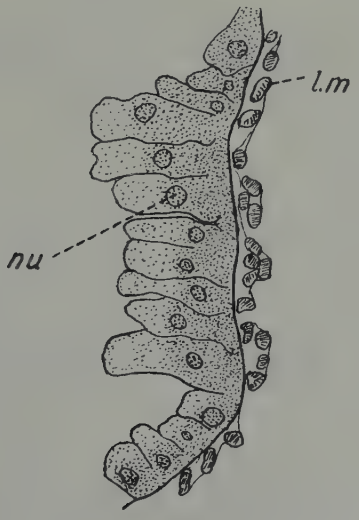


Fig. 5

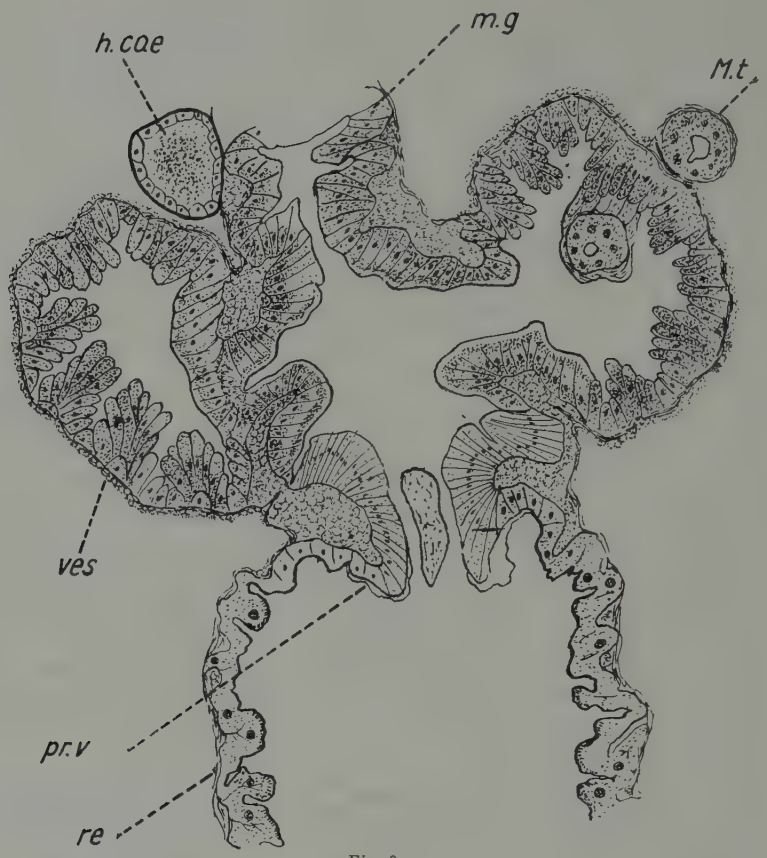


Fig. 6

Fig. 1—6. Number and arrangement of the vesicles in (1) *Leptocorisa acuta*; (2) *Nezara viridula*; (3) *Dysdercus koenigi* and (4) *Urentius echinus*. M. t = Malpighian tubule; m. g = mid gut; ves = vesicle; re = rectum; pr. v = protodael valve. (5) A part of the T.S. of the vesicle of *Leptocorisa acuta* × 450. l. m = longitudinal muscles; nu = nucleus. (6) L.S. of the posterior part of the alimentary canal of *Dysdercus koenigi* to show the vesicles and the rectum. × 100. m. g = mid gut; h. cae = hepatic caeca; ves = vesicle; pr. v = proctodael valve; re = rectum; M. t = Malpighian tubule

eosinophil, particularly in the region of the swollen tips. Each cell has a centrally placed nucleus which measures about 7 micra in diameter. In between these tall cells, certain small interstitial cells are also present. The vesicles are surrounded by feebly developed circular and longitudinal muscles. The outer most covering consists of the peritoneal membrane with distinct nuclei at places. The mid gut, after receiving vesicles (fig. 7), opens into the rectum and the opening is guarded by a proctodael valve. The epithelium of this valve which is formed of small, lightly staining cells is thrown into numerous folds with wavy margin. Strong circular muscles occur outer to the epithelial layer.

In cases where there are four vesicles, the wall has been found to be lined by large cells, the inner ends of which are drawn out to form long tapering processes (fig. 8), similar to those described by WIGGLESWORTH (1931). Each pro-

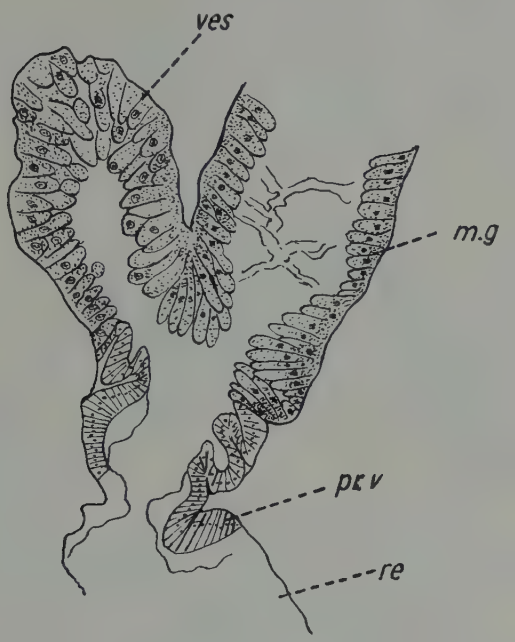


Fig. 7. L.S. to show the attachment of the vesicle to the mid gut in *Dysdercus koenigi*. × 100. pr. v = proctodael valve; re = rectum; m. g = mid gut; ves = vesicle

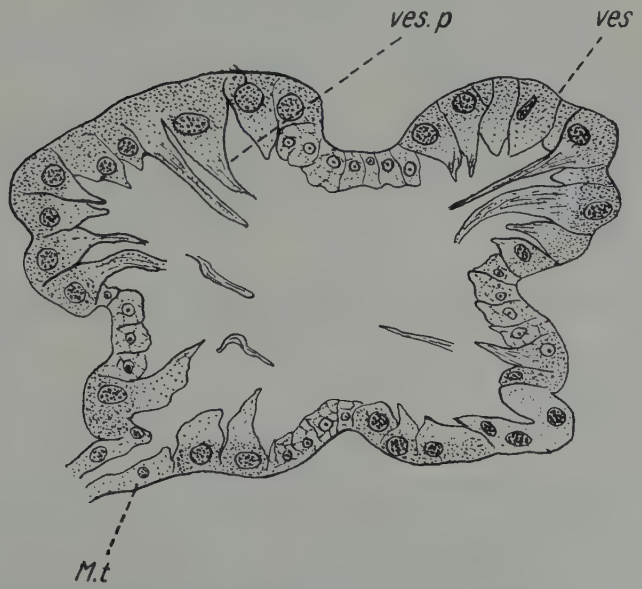


Fig. 8. T.S. through the vesicles of *Urentius echinus*. × 450. ves = vesicle; ves. p = vesicular process; M. t = Malpighian tubule

cess measures about 47 micra in length in *Urentius echinus*, 72 micra in *Cimex rotundatus* and 360 micra in *Harpactor marginalis*. These have been named here as vesicular processes. The base of each process is swollen and constitutes the body of a cell. It is strongly eosinophil and contains a large spherical nucleus measuring 9 to 11 micra in diameter. The part of the wall between every two neighbouring vesicles is lined by small cuboidal epithelial cells

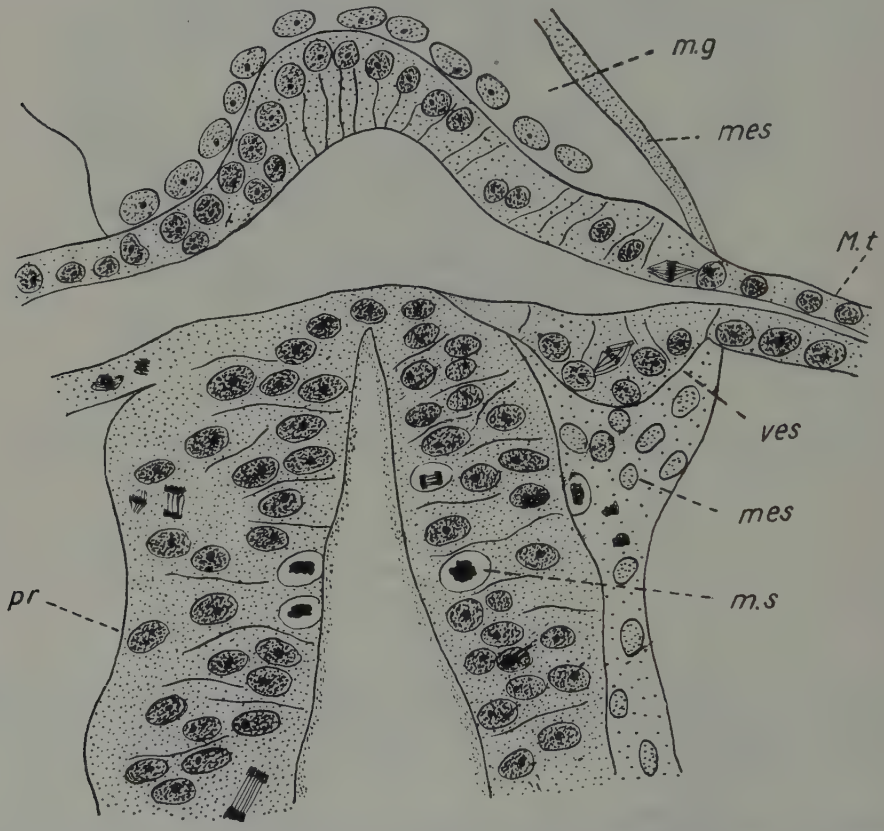


Fig. 9. L. S. os the proctodaeum of a 9 days, 12 hrs. old embryo of *Dysdercus koenigi* showing the formation of the vesicles. × 1000. m. g = mid gut; mes = mesoderm; M. t = Malpighian tubule; ves = vesicle; pr = proctodaeum; m. s = mitotic stage

having small nuclei. The nature of the cells changes abruptly as one proceeds from this region to the vesicle.

Embryological

The observations on the embryonic development of the vesicles in *Dysdercus koenigi* have already been published (Srivastava and Bahadur 1961) and are summarised here for convenience.

The Malpighian tubules develop as four small buds from the alimentary canal from a zone which is later separated from the definitive hind gut by the

appearance of the "posterior interstitial ring" which according to Henson marks the anterior boundary of the hind gut (fig. 10). As the buds increase in length and take the form of tubules the cells in their basal portion divide actively, causing a swelling (fig. 9). The basal swellings of the two tubules of each side

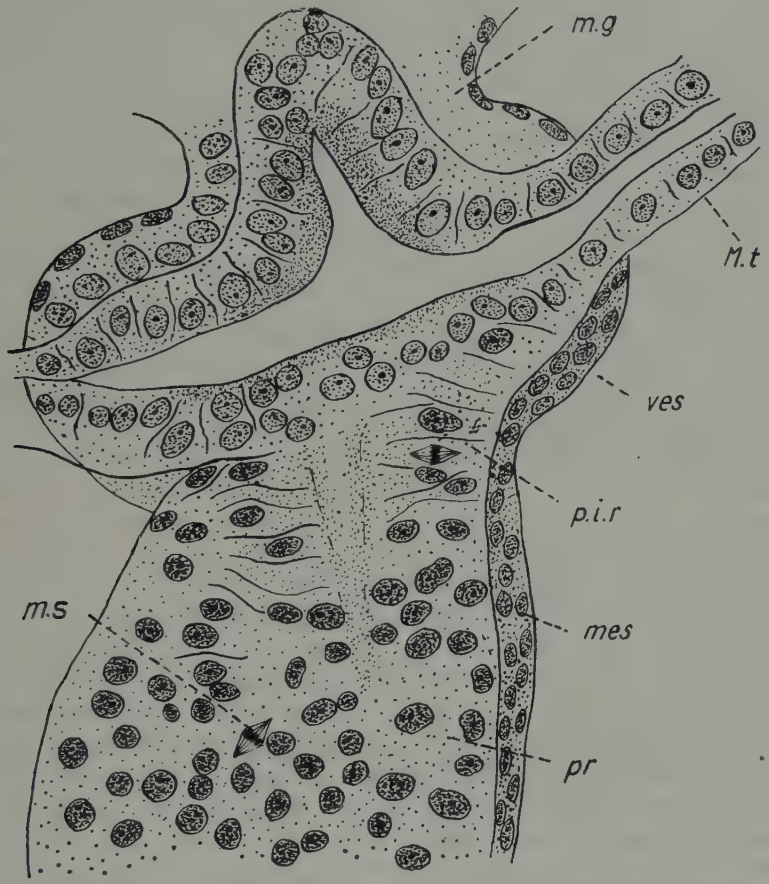


Fig. 10. L. S. of the proctodaeum of a 100 days, 12 hrs. old embryo of *Dysdercus koenigi*. × 1000. m. g = mid gut; M. t = Malpighian tubule; ves = vesicle; p. i. r = posterior interstitial ring; mes = mesoderm; pr = proctodaeum; m. s = mitotic stage

fuse immediately, thus forming a single vesicle from which both the tubules of a pair now appear to arise. Subsequently, the two vesicles of the two sides also communicate with each other. It has to be noted that the cells of the basal part of the tubule which give rise to the vesicle, initially resemble those of the Malpighian tubules and differentiate only much later. From the mesoderm the two layers of muscles lying over the vesicles arise. The vesicles are, therefore, formed by the basal parts of the Malpighian tubules and obviously have the same origin.

Discussion

Most of the workers in Heteroptera had regarded the 'vesicle' as the ileum and the Malpighian tubules to be ectodermal, until HENSON (1932, 44, 46) argued that the latter are endodermal. He has been supported by SAVAGE (1956) in *Schistocerca gregaria* (Orthoptera) and the observations of SRIVASTAVA and BAHADUR (1961) in *Dysdercus koenigi* (Hemiptera) are similar in regard to the relative positions of the Malpighian tubules, met-enteric membrane and interstitial ring and consequently, their endodermal origin has been considered plausible. As stated above, in this bug, the vesicles clearly arise from the basal part of the Malpighian tubules so that if the tubules are regarded as endodermal in nature, the vesicles must have the same nature. And if we accept this view, naturally the belief that the vesicles represent ileum is contradicted. In *Nezara viridula, Halys dentata, Bagrada picta, Dolycoris baccarum* and *Eysarcoris montivagus,* the conditions in the adult are similar to that of *Dysdercus* and it can be presumed that the structures in these are homologous.

It must, however, be stated that in some species viz., *Fitha ardens, Corizus rubicundus, Leptocorisa acuta, Lygaeus hospes* and *Graptostethus servus* etc. the single vesicle lies between the mid gut and the rectum in contrast to *Dysdercus* and others where it opens directly into the mid gut. This naturally leads us to interpret that either the vesicle in these cases arises from the junction of the mid and hind guts or that the vesicle is endodermal in nature because it lies anterior to the proctodael valve. Accepting, as we did, that structures lying anterior to the proctodael valve are endodermal, the vesicle in such a condition too should be regarded as endodermal and not the true ileum.

MALOUF (1933) in *Nezara viridula,* HAMNER (1938) in *Solubea pugnax* and WOOLLEY (1949) in *Leptocoris trivittatus have* described the vesicle as the ileum but HARRIS (1938) in *Murgantia histrionica* and BREAKEY (1936) in *Anasa tristis* have assigned the name 'pylorus' to it and have shown that it lies between the third stomach (mid gut) and the rectal sac (hind gut) while the proctodael valve is situated between the ileum or pylorus and the rectum. WIGGLESWORTH (1931) assigned the name 'ampullae' to these structures in *Rhodnius prolixus.* HENSON (1932, 37, 44, 46), however, has shown that the posterior interstitial ring and the embryonic zone are homologous and the structures lying anterior to it are endodermal. In *Dysdercus,* the posterior interstitial ring gives rise to the proctodael valve. It has been shown by WIGGLESWORTH that the urine before it is passed into the alimentary canal is temporarily stored in these structures and the presence of muscles in the wall of vesicles of several bugs shows that such must be the case in all these cases. In view of this, the author prefers to name them vesicles.

In *Rhodnius prolixus,* WIGGLESWORTH showed that each vesicle is lined by a layer of large cells whose free borders are drawn out into long contractile, protoplasmic processes. He believed that these reabsorb water from the rectum. In the present study, similar processes were observed in *Harpactor marginalis* (Reduviidae), *Cimex rotundatus* (Cimicidae) and *Urentius echinus* (Tingidae) —

all with four vesicles and not in other plant-feeding terrestrial forms in which there are one or two vesicles only. This indicates that the four vesicle condition with protoplasmic processes is associated with greater need for conservation of water than the two vesicle or one vesicle condition without protoplasmic processes. In fact, a large number of vesicles itself means a larger surface for reabsorption of water while the urine is stored in these. This is all the more evident from the fact that thefour vesicle condition goes with the presence of well developed rectal pads (WIGGLESWORTH 1931, 32; BAHADUR 1962).

ELSON (1937) regarded that among Heteroptera, the plant-feeding pentatomids are most primitive, followed by members of the sub-family Asopinae which have a semi-predatory habits. From here, he showed two lines of progress towards true predatorship — terrestrial and aquatic. When we arrange the bugs, included in this study, according to the scheme given by Elson, we find that the phytophagous pentatomids — lowest in his scheme, e. g. *Cydnus, Nezara, Dolycoris* have only one vesicle receiving the contents of all the Malpighian tubules, *Dysdercus* and some other pentatomids have two vesicles and predators like *Cimex, Harpector,* have four vesicles. Now if ELSON's view is correct, it would be concluded that the single vesicle condition is the most primitive condition from which the two or four vesicle conditions arise.

Summary

The anatomy and histology of the excretory vesicle (ileum) has been studied in eighteen terrestrial bugs belonging to nine families and its embryology in *Dysdercus koenigi.*

Most phytophagus pentatomids and some others possess one vesicle, bearing the openings of all the Malpighian tubules; other pentatomids, beside some others, have two vesicles, each bearing the openings of a pair of Malpighian tubules; predators and *Urentius echinus* have four vesicles, each having the opening of one Malpighian tubule. A proctodael valve separates the vesicle or vesicles from the rectum. The vesicles are lined by epithelial or columnar cells and in the four vesicle forms, the cells are produced into long protoplasmic processes. It is believed that the increase in number of the vesicles and presence of these processes are associated with greater need for water conservation. On the basis of ELSON's view (1937), the one vesicle condition is regarded primitive. Embryological evidence is in favour of regarding the vesicles like the Malpighian tubules to be endodermal in origin, hence, these structures do not represent the ileum. Since the structure functions for the storage of urine before it is passed out into the rectum, it is suggested that it be called excretory vesicle.

Acknowledgement

The work was carried out and completed in the Zoological Research Laboratories of the University of Allahabad, India under the guidance of Dr. U.

S. Srivastava to whom the author is extremely grateful for supervision, co-operation and suggestions.

References

Bahadur, J.: The rectal pads in Heteroptera. Proc. R. ent. Soc. London 1962 (In Press).

Breakey, E. P.: Histological studies of the digestive system of the squash bug, *Anasa tristis* (Hemiptera, Coreidae). Ann. Ent. Soc. Amer. **29** (4) (1936) 561—577.

Elson, J. A.: A comparative study of Hemiptera. Ann. Ent. Soc. Amer. **30** (4) (1937) 579—597.

Hamner, A. L.: The gross anatomy of the alimentary canal of *Solubea pugnax* (Heteroptera, Pentatomidae). Ohio. J. Sci. Columbus **36** (1936) 157—160.

Harris, C. S.: The anatomy and histology of the alimentary system of the Harlequin cabbage bug, *Murgantia histrionica* (Hemiptera, Pentatomidae). Ohio. J. Sci. **38** (6) (1938) 316—331.

Henson, H.: The development of the alimentary canal in *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the Malpighian tubules of insects. Quart. J. micr. Sci. **75** (1932) 283—306.

— The structure and Post-embryonic development of *Vanessa urticae* (Lepidoptera) II-The larval Malpighian tubules. Proc. Zool. Soc. London. B (1937) 161—174.

— The development of the Malpighian tubules of *Blatta orientalis*. Proc. R. ent. Soc. London, series A **19** (1944) 73—91.

— The theoretical aspect of insect metamorphosis. Biol. Revs. **21** (1946) 1—14.

Hood, C. W.: The anatomy of the digestive system of *Oncopeltus fasciatus*. Ohio. J. Sci. **3** (1937) 151—160.

Malouf, N. S. R.: Studies on the internal anatomy of the stink bug, *Nezara viridula*. Bull. R. Ent. Soc. d'Egypte, **17** (1933) 96—118.

Savage, A. A.: The development of the Malpighian tubules of *Schistocerca gregaria* (Orthoptera). Quart. J. micr. Sci. **97** (1956) 599—615.

Srivastava, U. S., and J. Bahadur: The development of the Malpighian tubules in *Dysdercus koenigi*. Quart. J. micr. Sci. **102** (1961) 347—360.

Wigglesworth, V. B.: The physiology of excretion in a blood sucking insect. *Rhodnius prolixus*, I—III. J. exp. Biol. 8 (1931) 428—451.

— On the function of the so-called "Rectal glands" of Insects. Quart. J. micr. Sci. **75** (1932) 131—150.

Woolley, T. A.: Studies on the internal anatomy of the Box elder bug. *Leptocoris trivittatus* (Hemiptera, Coreidae). Ann. Ent. Soc. Amer. **42** (1949) 203—226.

Department of Zoology, Lucknow University, Lucknow, India

Influence of cold, drought and submergence in water on the eggs of field crickets of the genus Gryllus (Orthoptera: Gryllidae)[1]

By

R. Rakshpal[2]

Mit 8 Tabellen

(Eingegangen am 20. Dezember 1962)

Introduction

The most important factors in the environment, which influence the physiology of insects, are temperature and humidity and their effect has been studied on adults and larvae of many species of insects. The influence of low temperatures on the eggs of a few species of insects has also been noted, as the cold treatment is responsible for breaking diapause in insects. Among the Orthoptera the effect of cold has been studied on the eggs of *Melanoplus differentialis* (Bodine 1925), *M. mexicanus mexicanus* [*M. bilituratus*] (Parker 1930), *Austroicetes cruciata* (Andrewartha 1943), *M. bivittatus* (Church and Salt 1952), *Acheta commodus* (Hogan 1960 a, 1960 b) and *Gryllus pennsylvanicus* (Rakshpal 1962 c, 1962 d, 1962 e).

The influence of drought has been described on the eggs of *M. differentialis* (Thompson and Bodine 1936), *A. cruciata* (Birch and Andrewartha 1942, 1944) and *Locustana pardalina* (Matthée 1951). However, no attention has been paid to the study of the influence of drought on the eggs of insects in relation to the age of the embryos.

The influence of submergence in water on the eggs of insects has been recorded only casually, among the orthopterous insects the effect of this factor has been noted on the eggs of *M. differentialis* (Boell 1935).

The influence of the three factors on the eggs of three different species of *Gryllus* has been studied from a different angle. The different species of *Gryllus* may be grouped in three classes according to the type of life cycle. In Class One are those species which continue regular development and are at least bi-voltine, e. g., *G. assimilis*. In Class Two are those species which enter diapause in the egg stage and are uni-voltine, e. g., *G. pennsylvanicus*. In Class Third are grouped those species which enter diapause in the nymphal stages and are also uni-voltine, e. g., *G. veletis*. The last two species are sympatric and are found where the winters are very severe, while the first species is tropical. As the three species are very different in their nature it may be of

[1] The studies were carried out in the Department of Entomology and Plant Pathology, Macdonald College of McGill University, Montreal, Canada.

[2] Dr. R. Rakshpal (M. Sc., Ph. D.) Reader in Zoology, Lucknow University, Lucknow, India.

interest to record the observations showing the effect of cold, drought and submergence in water on their eggs.

Materials and methods

The eggs were collected and the experiments were performed in the manner described earlier (RAKSHPAL 1962 c). The eggs used for experiments were laid by the field collected females of *G. pennsylvanicus* and *G. veletis* and by the laboratory-bred females (generation not known) of *G. assimilis*.

To study the influence of cold on the eggs of *G. assimilis* and *G. veletis* four different stages of development (see RAKSHPAL 1962 a, 1962 b) were selected: (1) three days old — since by that time the serosal cuticle does not become sufficiently thick; (2) in the six days old eggs the embryos complete anatrepsis and sink into the yolk and thus become probably better protected; (3) the ten days old eggs have embryos which have completed katatrepsis, come to lie on the surface of the yolk and have not developed the embryonic cuticle; (4) in the thirteen days old eggs, the embryos attain full length and develop embryonic cuticle. Six replicates of 25 eggs each were used in the experiments, thus 150 eggs of each age group.

The influence of drought was studied on the eggs of *G. assimilis* and *G. veletis* of only three age groups; three, six and ten days old. The eggs were transfered from the moist sand to a 500 ml. jar on a dry filter paper lying on dry sand and the lid was closed soon after. After keeping them in this condition for the required period the filter paper along with sand was moistened and the eggs were incubated at the room temperature (23—26 °C.) to record the percentage of hatching. The relative humidity and temperature of the room for the period the eggs were kept on dry filter paper were noted.

The effect of cold (6—7 °C.) and the freezing temperatures (0 to —1 °C. and —5 to —6 °C.) on the eggs of *G. pennsylvanicus* has already been described (RAKSHPAL 1962 c, 1962 d, 1962 e). The influence of drought was studied only on diapause eggs at room temperature (23—26 °C.) and 6—7 °C., as the main idea was to find out whether drought had any effect on the breaking of diapause.

The influence of submergence in water was studied in the following manner: ten eggs were kept in 5 ml. of tap water in a syncrase watch glass covered with another. The eggs of *G. assimilis* and *G. veletis* were used soon after their laying, while in case of *G. pennsylvanicus* only the post-diapause eggs soon after the termination of diapause (RAKSHPAL 1962 c). Experiments were performed in three replicates. In controls the eggs were kept on moist filter paper as described earlier.

Results

Gryllus assimilis

Table I. As the embryos grew they became more and more resistant to cold and freezing temperatures except in the case of the exposure to 6—7 °C. for 14 days when 6—10 days old embryos were found to be more cold hardy than the 13 days old ones. Exposure to 6—7 °C. for 21 days killed the embryos of all ages. As the exposure period was prolonged the percentage of the survival of the embryos reduced.

Table II. With the advancing age the tolerance of the embryos to drought increased, but as the period of drought lengthened the percentage of their survival reduced and the drought period for four hours killed the embryos of all ages.

Table I

Influence of cold on the eggs of *Gryllus assimilis*

Treatment of cold	Age of the eggs in days			
	3	6	10	13
	Percentage of hatching			
7 days	40	68	56	72
—7 °C for 14 days	3	12	12	4
21 days	0	0	0	0
0 to —1 °C for 24 hours	0	18	48	80
—5 to —6 °C for 9 hours	0	8	72	72
—5 to —6 °C for 15 hours	0	7	16	62

Table II

Influence of drought on the eggs of *Gryllus assimilis* Relative humidity 65—68 per cent, temperature 24—25 °C

Period of drought in hours	Age of the eggs in days		
	3	6	10
	Percentage of hatching		
$1^1/_2$	12	40	68
2	4	36	48
$2^1/_2$	3	32	44
3	0	24	34
$3^1/_2$	0	1	20
4	0	0	0

Table III. In the case of the eggs submerged in water the pre-hatching and hatching periods increased while the percentage of hatching reduced as compared with those in the eggs kept on moist sand.

Table III

Influence of submergence in water on the eggs of *Gryllus assimilis*

	Eggs submerged in water	Normal eggs
Pre-hatching period in days	23	17
Hatching period in days	14	2
Percentage of hatching	54	92

Gryllus veletis

Table IV. As the exposure to 6—7 °C. was prolonged the percentage of hatching reduced, when the exposure was for 35 days the percentage became about zero as only one ten days old egg survived. The three days old embryos were least cold hardy but as they developed further their hardiness increased, except that in some cases the ten days old embryos were slightly more hardy than the thirteen days old ones.

The effect of 0 to −1 °C. on the eggs was less drastic when the exposure was for 24 hours, but as the period increased the effect became more detrimental until the exposure for 14 days killed all the embryos.

Table IV

Influence of cold on the eggs of *Gryllus veletis*

Temperature	Treatment in days	Age of the eggs in days			
		3	6	10	13
		Percentage of hatching			
6—7 °C	1	93	96	96	92
	7	72	96	84	84
	14	52	68	84	68
	21	9	48	52	36
	28	2	8	10	8
	35	0	0	1	0
0 to −1 °C	1	42	61	80	76
	7	6	8	22	52
	14	0	0	0	0

Table V. Only a small percentage of the three days old eggs survived when they were kept on dry filter paper for 1½ to 3 hours, and the further extension of the period killed all of them. The six days old eggs were more resistant to dry conditions than the ten days old ones, but none could survive the exposure for 4½ hours.

Table VI. In the eggs submerged in water the pre-hatching period, the hatching period and the percentage of hatching were respectively about one and a half times, twice and three-fourths of those indicated by the eggs kept on moist sand.

Gryllus pennsylvanicus

The effect of cold (6—7 °C.) and freezing temperatures (0 to −1 °C. and −5 to −6 °C.) on the eggs has already been studied (Rakshpal 1962 c, 1962 d, 1962 e).

Table V

Influence of drought on the eggs of *Gryllus veletis*
Relative humidity 65—68 per cent, temperature 24—25 °C

Period of drought in hours	Age of the eggs in days		
	3	6	10
	Percentage of hatching		
$1^1/_2$	18	52	46
2	18	52	28
$2^1/_2$	16	46	28
3	4	44	24
$3^1/_2$	0	34	16
4	0	26	12
$4^1/_2$	0	0	0

Table VI

Influence of submergence in water on the eggs of *Gryllus veletis*

	Eggs submerged in water	Normal eggs
Pre-hatching period in days	24	15
Hathing period in days	8	3
Percentage of hatching	70	96

A small number of the eggs after initially incubating for 4, 9, 18, 22 and 25 days at 28 °C. (when they were in diapause stage) was kept at 6—7 °C. for a year (366 days). The eggs, initially incubated for 18—25 days, did not hatch; and when the initial incubation was 4—9 days only 22 per cent of the eggs hatched on their final incubation. The entire hatching was completed in 16 to 18 days of the final incubation at room temperature, thus the hatching period was only two days.

Table VII. The effect of drought on the diapause eggs was almost nil when the exposure was for three days at 23—26 °C., as the percentage of hatching was almost equal to that in the control experiments. But when the period of drought was increased the effect became detrimental and a seven-day period of drought killed all the embryos.

Exposure to drought for 3 to 7 days at 6—7 °C. had no effect on the diapause eggs, as the percentage of hatching was more or less the same as in the control experiments. When the period of exposure was increased for more than a week the percentage of hatching was considerably reduced and the exposure for seven weeks killed all the embryos.

Table VII

Influence of drought on diapause eggs of *Gryllus pennsylvanicus*

Relative humidity	Temperature	Period of drought in days	Incubation period in days		Percentage of hatching
			Minimum	Maximum	
53—61%	23—26 °C	3	36	90	64
		5	35	75	25
		6	32	69	11
		7	—	—	0
	6—7 °C	3	34	137	64
		7	38	98	56
		14	54	70	5
		21	55	69	4
		28	44	69	12
		35	41	41	3
		42	37	48	3
		49	—	—	0

Table VIII. The percentage of hatching of the post-diapause eggs, when submerged in water, was more or less the same as in the control experiments, but the pre-hatching and hatching periods were prolonged.

A few eggs, soon after their laying, were submerged in water, but none of them hatched even after three months. Some of them were alive as the heart beat of the embryos was distinctly visible and probably a few of them had completed their development as well.

The effect of submergence of the eggs in water on the embryos was that a few of them could not shed their embryonic cuticle. In most cases the nymphs emerged but could not contract their body, remained elongated and died. Their body did not become orange-coloured, and the eyes and bristles on the body did not develop their usual black pigment. Thus the pigmentation was incomplete.

Table VIII

Influence of submergence in water on the post-diapause eggs of *Gryllus pennsylvanicus*

	Eggs submerged in water	Normal eggs
Pre-hatching period in days	21	14
Hatching period in days	7	2
Percentage of hatching	70	76

Discussion

The influence of drought on the eggs of *G. assimilis* and *G. veletis* was more or less similar as the eggs of both the species died in about 4 to 4½ hours

at 24—25 °C. and 65—68 per cent relative humidity. Probably the eggs require free water to survive. The eggs of *G. veletis* are more cold hardy than those of *G. assimilis*, as a few eggs of the former could survive for 28 days at 6—7 °C. while those of the latter could not survive even for 21 days at this temperature. This difference is probably due to the fact that the eggs of *G. veletis* are laid under temperate and sub-temperate conditions, and are often exposed to low temperatures for days together and therefore have developed some cold hardiness. While the eggs of *G. assimilis* are laid under tropical conditions, and seldom face low temperatures. The influence of the submergence in water on the eggs of the two species is also slightly different, in *G. veletis* the pre-hatching period was longer, the hatching period shorter and the percentage of hatching was higher than those in *G. assimilis*.

The pre-diapause, diapause and the post-diapause eggs of *G. pennsylvanicus* can survive at least 13, 17 and 1 weeks respectively at 6—7 °C. (Rakshpal 1962 c, 1962 d); and some diapause eggs for at least 18 and 12 weeks at 0 to −1 °C. and −5 to −6 °C. respectively (Rakshpal 1962 e). Thus they are considerably more cold hardy than those of *G. assimilis* and *G. veletis*.

Exposure for one year at 6—7 °C. killed most of the embryos of *G. pennsylvanicus*, this means that after the termination of diapause (Rakshpal 1962 c) the embryos become less resistant to cold and thus begin to behave like those of non-diapause species. Kozhantshikov (1950) has shown that when the eggs of *Lymantria dispar* are exposed to a temperature ranging from −2 to +2 °C. they become free of diapause after about eight months, but when the exposure is extended for fourteen months almost all of them die, thus indicating that the eggs after the termination of diapause become less resistant to cold. Lees (1955) is also of opinion that, in general, viability gradually falls if post-diapause growth is prevented.

The diapause eggs of *G. pennsylvanicus* are considerably more resistant to drought than those of *G. assimilis* and *G. veletis*, as 64 per cent of the eggs of the former species survived drought for three days and 11 per cent for as long as six days; while those of the latter species could not survive even for five hours under this condition. This means that the diapause eggs of *G. pennsylvanicus* have some special features to resist the evaporation of water and these are not present in the eggs of *G. assimilis* and *G. veletis*. The structural studies of the chorion, serosal cuticle and the embryonic cuticle of the eggs of the three species do not show any visible difference (Rakshpal 1962 a, 1962 b). However, there appears some difference in the consistency of the yolk of the two groups of eggs. The yolk of the eggs of *G. assimilis* and *G. veletis* is more or less semi-fluid while that of the diapause eggs of *G. pennsylvanicus* is more or less semi-solid. Thus the consistency of the yolk of *G. pennsylvanicus* appears to be responsible in not permitting the rapid evaporation of water. Thompson and Bodine (1936) found that the post-diapause eggs of *Melanoplus differentialis* lost water more rapidly than the diapause eggs. this indicates that the post-diapause eggs are more susceptible to drought than the diapause eggs. It has already been pointed out that the yolk of the post-diapause eggs of *G. pennsylvanicus* becomes more

or less semi-fluid like those of non-diapause eggs (RAKSHPAL 1962 c), and probably the same happens in the post-diapause eggs of *M. differentialis*. BIRCH and ANDREWARTHA (1942, 1944) have shown that the pre- and post-diapause eggs of *Austroicetes cruciata* are more susceptible to drought than the diapause eggs. ANDREWARTHA (1943) has further noted that the yolk of the post-diapause eggs becomes semi-fluid. This indicates that the change in the consistency of the yolk makes the eggs of *A. cruciata* more susceptible to drought.

Exposure to drought at 23—26 °C. does not affect diapause in the eggs of *G. pennsylvanicus*, however, BODINE and ROBBIE (1940) and MATTHÉE (1951) mention that the desiccation results in the elimination of diapause in the eggs of *Melanoplus differentialis* and *Locustana pardalina* respectively.

As the drought period at 6—7 °C. increased the percentage of hatching of the diapause eggs of *G. pennsylvanicus* decreased, and only a few embryos could survive the drought for six weeks. With the increase of the period of drought there was some reduction in the intensity of diapause, when the period was three days the hatching period was 103 days, but as the drought period was extended to 42 days the hatching period was reduced to 11 days. The reduction in the intensity of diapause was not due to drought but was the effect of the cold (RAKSHPAL 1962 c). In fact, the drought, even at 6—7 °C., has no effect on the breaking of diapause in the eggs of *G. pennsylvanicus*.

When the diapause eggs of *G. pennsylvanicus* were kept at —5 to —6 °C., ice deposited on the walls of the jar containing eggs, and the filter paper and sand became absolutely dry. Thus the relative humidity inside the jar became very low, but some of the eggs could survive these conditions for about ten weeks. This indicates that at this temperature the resistance to drought further increases, and it is probably true that as the temperature goes down (within certain limits) the resistance to drought increases in the diapause eggs.

The incubation and hatching periods of the eggs of *G. assimilis*, *G. veletis* and *G. pennsylvanicus*, when submerged in water, became longer than those of the normal developing eggs. This indicates that their development, under water, becomes retarded. BOELL (1935) reports a similar phenomenon in the eggs of *Melanoplus differentialis*.

It may be concluded that the diapause eggs are considerably more resistant to cold and drought than the non-diapause eggs. The species without diapause and the species entering diapause in the nymphal stages have almost similar type of eggs, as they are more or less equally resistant to cold and drought, the slight difference in their cold hardiness is due to the difference in their ecological relationship.

Summary

The eggs of the different ages of *Gryllus assimilis* and *G. veletis* are killed when exposed to 6—7 °C. for 21 and 35 days respectively, while the eggs of *G. pennsylvanicus* are considerably more resistant to this and zero and sub-zero temperatures.

The eggs of *G. assimilis* and *G. veletis* are almost equally resistant to drought (65—68 per cent relative humidity) as they die after about 4 and 4½ hours respectively; while the diapause eggs of *G. pennsylvanicus* can survive drought (53—61 per cent relative humidity) at 23—26 °C. for six days, and at 6—7 °C. for as long as 42 days, but drought does not affect the diapause.

The effect of the submergence in water on the eggs of the three species is more or less similar as in all cases the rate of development is retarded.

References

ANDREWARTHA, H. C.: Diapause in the eggs of *Austroicetes cruciata* Sauss. (Acrididae), with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause. Bull. ent. Res. **34** (1943) 1—17.

BIRCH, L. C., and H. C. ANDREWARTHA: The influence of moisture on the eggs of *Austroicetes cruciata* Sauss. (Orthoptera) with reference to their ability to survive desiccation. Australian J. Biol. Med. Sci. **20** (1942) 1—8.

— — The influence of drought on the survival of eggs of *Austroicetes cruciata* Sauss. (Orthoptera) in South Australia. Bull. ent. Res. **35** (1944) 243—250.

BODINE, J. H.: Effect of temperature on the rate of embryonic development of certain Orthoptera. J. Exp. Zool. **42** (1925) 91—109.

— and W. H. ROBBIE: Physiological characteristics of diapause grasshopper eggs (*Melanoplus differentialis*) I. The stability of diapause condition. Physiol. Zool. **13** (1940) 391—397.

BOELL, E. J.: Respiratory quotients during embryonic development (Orthoptera). J. Cell. Comp. Physiol. **6** (1935) 369—385.

CHURCH, N. C., and R. W. SALT: Some effects of temperature on development and diapause in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera: Acrididae). Canad. J. Zool. **30** (1952) 173—184.

HOGAN, T. W.: The onset and duration of diapause in eggs of *Acheta commodus* (Walker) (Orthoptera). Australian J. Biol. Sci. **13** (1960 a) 14—29.

— The effect of sub-zero temperatures on the embryonic diapause of *Acheta commodus* (Walk.) (Orthoptera). Australian J. Biol. Sci. **13** (1960 b) 527—540.

KOZHANTSHIKOV, I. W.: Features of the hibernation and diapause of the gipsy moth (*Ocneria dispar* L.). (In Russian.) Dokl. Akad. Nauk. SSSR **73** (1950) 605—607.

LEES, A. D.: The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge University Press. (1955).

MATTHÉE, J. J.: The structure and physiology of the eggs of *Locustana pardalina* (Walk.). Bull. Un. S. Afr. Dep. Agr. Sci. No. **316** (1951) 83 pp.

PARKER, J. R.: Some effect of temperature and moisture on *Melanoplus mexicanus* Saussure and *Camnula pellucida* Scudder. Bull. Mont. Agr. Expt. Sta. No. **223** (1930).

RAKSHPAL, R.: Morphogenesis and embryonic membranes of *Gryllus assimilis* (Fabricius) (Orthoptera: Gryllidae). Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) **37** (1962 a) 1—12.

— Morphological development of the embryo in diapause and post-diapause eggs of *Gryllus pennsylvanicus* Burmeister (Orthoptera: Gryllidae) and a comparison with non-diapause species of the genus *Gryllus*. Zool. Anz. **168** (1962 b) 46—53.

— Diapause in the eggs of *Gryllus pennsylvanicus* Burmeister (Orthoptera: Gryllidae). Canad. J. Zool. **40** (1962 c) 179—194.

— Effect of cold on pre- and post-diapause eggs of *Gryllus pennsylvanicus* Burmeister (Orthoptera: Gryllidae). In press. Proc. R. ent. Soc. Lond. (1962 d).

— Effects of freezing temperatures on the eggs of diapause species of crickets, *Gryllus pennsylvanicus* Burmeister and *Nemobius allardi* Alexander and Thomas (Orthoptera: Gryllidae). In press. Indian J. Ent. (1962 e).

THOMPSON, V., and J. H. BODINE: Oxygen consumption and rate of dehydration of grasshopper eggs. Physiol. Zool. **9** (1936) 455—470.

Neue und bemerkenswerte Rädertiere aus dem Bucegi-Gebirge (Südkarpathen) Rumäniens

Von

Stoica Godeanu[1]

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 27. November 1962)

Die Rädertiere, die in diesem Artikel beschrieben sind, wurden im Laufe der auf dem Plateau des Bucegi-Gebirges der Süd-Karpathen durchgeführten Untersuchungen in zeitweisen Tümpeln in kleinen Dauersümpfen und flachen, pflanzenarmen, bis höchstens 8 m breiten Tümpeln gefunden. Diese kleinen Wasseransammlungen sind in 1800 bis 2000 m Höhe gelegen und werden im Laufe des Jahres vom Schmelz- und Regenwasser gespeist. Sie sind also sauer (pH 5—6). Die Rädertierfauna dieser Gewässer ist sehr artenreich und wird in einer späteren Arbeit beschrieben werden. Die hier beschriebenen 9 Arten haben eine größere Bedeutung, da eine von ihnen — *Proalinopsis montanus* — neu für die Wissenschaft ist, die 3 anderen Arten konnten zum zweiten Male beschrieben werden.

1. *Proalinopsis montanus* n. sp.

Artmerkmale: Das Tier hat einen länglichen, schlanken und farblosen Körper, ähnlich demselben von *Proalinopsis caudatus* Collins, dem aber die Schleimhülle fehlt. In Dorsalansicht hat das Tier einen verbreiterten Kopf und Rumpf. Der Kopf ist oben abgerundet. Das Räderorgan hat 3 Wimperbüschel, und zwar 2 seitliche, schmälere und einen mittleren, breiteren, ähnlich wie *Proalinopsis lobatus* Rodewald. In seitlicher Lage ist der Räderapparat schräg gestellt, wobei die 3 Wimperbüschel gut beobachtet werden können. Der Dorsaltaster ist kurz und dick und besitzt am Ende ein Wimperbüschel. Im Kopf sind die Hypodermzellen, der Mastax und der große Retrozerebralsack, der ein rotes, lenticulares Auge an seiner Basis trägt, gut zu unterscheiden.

Der in der Mitte aufgetriebene Körper ist von einer dünnen, farblosen Cuticula umgeben. Der hintere Teil des Körpers ist wenig unterschieden und ist gerade abgestutzt. Hier bemerkt man dorsal einen kleinen Fortsatz, dem ein nach unten gerichteter Dorn aufsitzt. Der Fuß ist dreiteilig und besitzt divergente und ventralwärts gerichtete Zehen. Diese haben eine breitere Basis und weisen an ihrer oberen Hälfte eine kleine Einschnürung auf. Ihr Ende ist klein und zugespitzt.

Das Verdauungsorgan besteht aus dem Mund, dem Mastax ohne Speicheldrüsen, einer langen, dünnen und geschlungenen Speiseröhre, einem braungelben Magen, der auf seiner oberen Seite 2 große farblose, birnenförmige Magendrüsen besitzt und einem vom Magen gut abgesetzten Darm, der in einen dorsal unter dem Schwanzfortsatz mündenden Anus endigt.

Der Ausscheidungsapparat besteht aus einer Drüse und 2 seitlichen Kanälen mit zahlreichen Flimmerzellen. Die Fußdrüsen sind lang und breiten sich

[1] Stoica Godeanu, str. General Gr. Ipătescu Nr. 10, raion 23 August, Bukarest, Republica Populară Romînă.

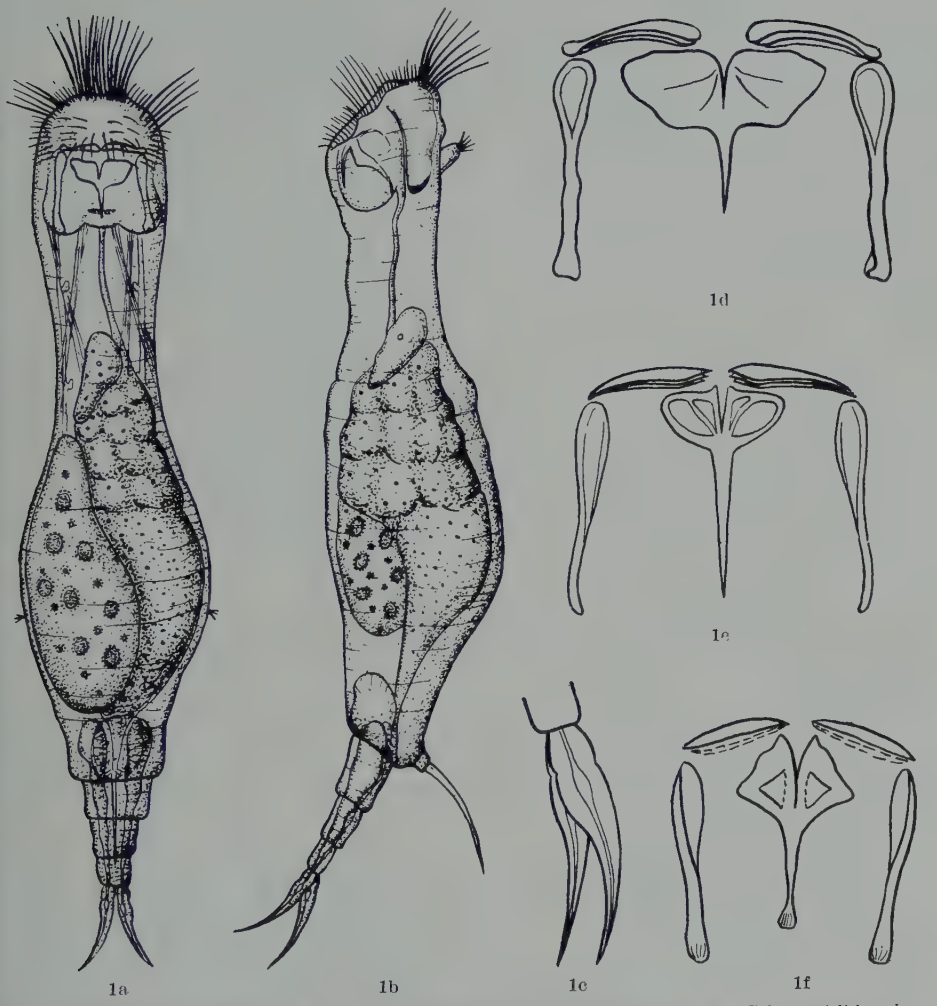


Abb. 1. *Proalinopsis montanus* n. sp.: *a* = Ventralansicht. *b* = Seitenansicht. *c* = Zehen seitlich. *d* = Trophi dorsal. *e* = Trophi von *Proalinopsis caudatus* Collins (nach Harring u. Myers 1922), *f* = Trophi von *Proalinopsis lobatus* Rodewald (nach Rudescu 1960)

bis zur Basis des Rumpfes aus. In den Zehen können die Kanäle dieser Drüsen gut beobachtet werden.

Die farblose Eidrüse ist groß, länglich, mit 8 Zellkernen.

Die Trophi sind vom virgaten Typus und nur der Art *Proalinopsis lobatus* Rodewald angenähert. In Dorsalansicht ist das Fulcrum dünn und am Ende zugespitzt. Die Rami sind plattenförmig mit feinen Streifen. Die Manubrien sind kräftig und an ihren Enden verbreitert. Die Unci besitzen zahlreiche kleine, schwer sichtbare Zähne.

Diese Art unterscheidet sich von *Proalinopsis caudatus* durch die Verbreiterung des Kopfes, die Wimperbüschel auf dem Räderorgan, die Form der Zehen,

die Magendrüsen und die Trophi. Von *Proalinopsis lobatus* unterscheidet sich diese Art durch die Körperform, den dreiteiligen Fuß, die Zehenform und die Form des Fulcrums und der Rami.

Größe: Gesamtlänge = 210 µm, Breite = 51 µm, Zehen = 12 µm, Trophi = 21 µm, Dorn = 15 µm.

Vorkommen: In einem kleinen, flachen, pflanzenlosen Dauertümpel, der höchstens 6 m breit ist, auf dem Plaiul lui Păcală im Bucegi-Gebirge im Juni 1961 bei einem pH von 5,2 und einer Temperatur von 10,5 °C ein Exemplar im Wasser schwimmend in der Litoralzone.

2. *Cephalodella pentaplax* Wulfert 1943

Artmerkmale: Die von WULFERT beschriebene Art stimmt mit der von mir gefundenen Art gut überein. Doch konnte beobachtet werden, daß die Manubrien unsymmetrisch sind und der linke Ramus ohne Alulae ist. Der Schwanzanhang ist am Ende zugespitzt, nicht abgeschnitten wie bei der von WULFERT gefundenen Form.

Größe: Gesamtlänge = 100 bis 110 µm, Zehen = 30 bis 32 µm, Trophi = 30 bis 31 µm.

Vorkommen: Diese Art wurde von WULFERT in einem pflanzenleeren Brackwassertümpel in Polen, bei einer Wassertemperatur von 25 °C, bei einem pH-Wert von 9 und einem O_2-Gehalt von 4 cm^3/l gefunden (WULFERT 1943, S. 166).

In Rumänien wurde diese Art in pflanzenlosen kleinen Dauertümpeln des Hochplateaus des Bucegi-Gebirges (1985 m) auf dem Jepi und Piciorul Babelor, bei einer Temperatur von 23 °C und einem pH von 6, also in schwach saueren Gewässern gefunden.

WULFERT sieht diese Art als mit *Cephalodella pachidactyla* Wulfert verwandt an, welche eine Süßwasserart ist. Dieser Autor meint sogar, daß *Cephalodella pentaplax* eventuell eine Varietät von *Cephalodella pachidactyla* wäre. Nach dem Auffinden dieser Art (*C. pentaplax*) im Süßwasser scheint dieselbe keine typische Brackwasserart zu sein, sondern wie die anderen von WULFERT damals gefundenen 4 Rädertierarten (*Adineta gracilis* Janson, *Cephalodella delicata* Wulfert, *Notommata glyphura* Wulfert und *Philodina roseola* Ehrb.), euryhalin.

Die Unterscheidungsmerkmale dieser Art (die Zahl der Körperplatten, die Segmentation der Zehen, der asymmetrische Mastax, die gleichmäßige Breite des Körpers und der kräftige Panzer) führen zu dem Schlusse, daß *Cephalodella pentaplax* Wulfert eine gute Art ist.

3. *Cephalodella serrata* Wulfert 1937

Artmerkmale: Die von mir gefundenen, ziemlich seltenen Tiere dieser Art haben einen gut sichtbaren Mund. Die beiden Frontalaugen sind in einer gemeinsamen Kapsel gelegen. Der runde Retrozerebralsack ist gut sichtbar. Die Zehen haben eine breite Basis. Die Trophi besitzen ein am Ende ver-

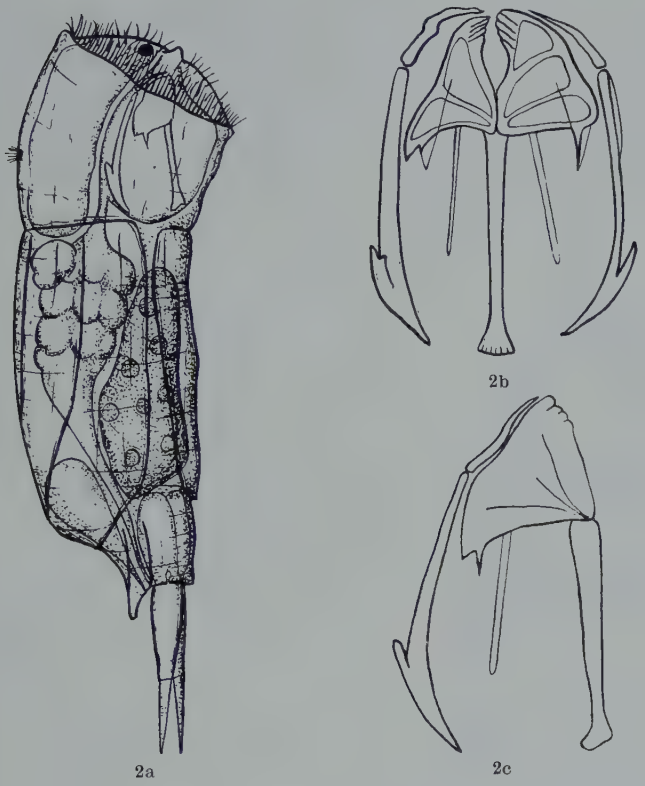


Abb. 2. *Cephalodella pentaplax* Wulfert; *a* = Seitenansicht, *b* = Trophi dorsal, *c* = Trophi seitlich

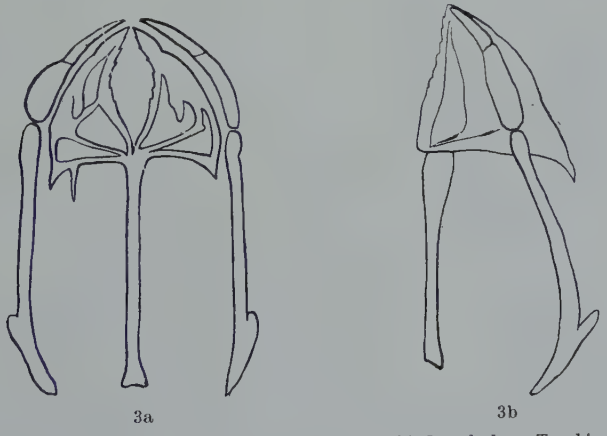


Abb. 3. *Cephalodella serrata* Wulfert; *a* = Trophi dorsal, *b* = Trophi seitlich

breitertes Fulcrum, die Rami mit Ramiecken, bei welchen die rechte einen deutlichen Dorn aufweist. Die Unci haben eine verbreiterte Basis.

Größe: Gesamtlänge = 180 μm, Zehen = 31 μm, Trophi = 30 μm.

V o r k o m m e n : Einige Exemplare im Bucegi-Gebirge in einem sumpfigen Tale (Valea cu apă) bei einer Temperatur von 23° C und einem pH von 5,2 und in einem flachen, pflanzenlosen Dauertümpel, Jepi, in 1985 m Höhe, bei einer Temperatur von 6,5 °C und einem pH von 5,3 (Juni und Juli 1961). Bis jetzt ist diese Art nur aus einem Teich der Saale-Aue im Winter bekannt (Wulfert 1937, S. 610). Ihr Vorfinden in Rumänien ist das zweite in der Literatur, und der Biotop ist ebenfalls neu.

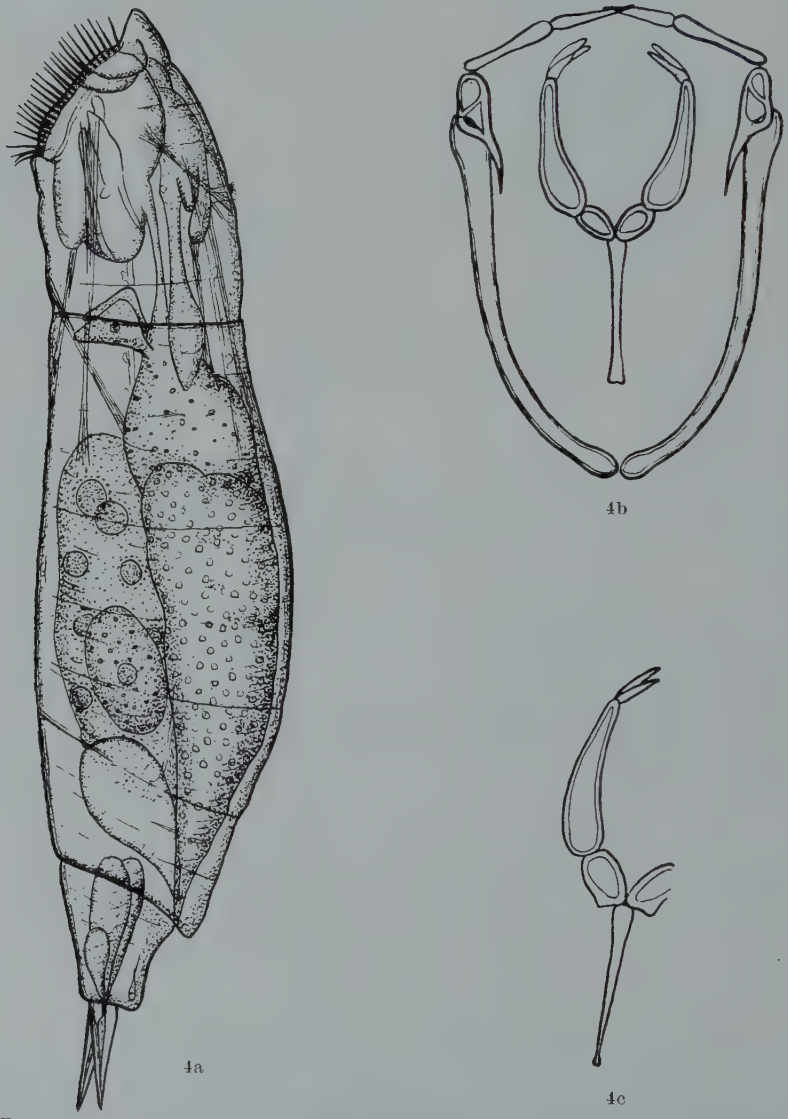


Abb. 4. *Encentrum orthodactylum* Wulfert; *a* = Seitenansicht, *b* = Trophi dorsal, *c* = Fulcrum und ein Rami bei einem zweiten Tier

4. *Encentrum orthodactylum* Wulfert 1936

Artmerkmale: Die von mir gefundenen Tiere besitzen am Ganglion einen langen, gut sichtbaren, hinten verdickten Anhang, den Wulfert als Retrozerebralsack ansieht. Die Magendrüsen sind gestielt. Magen und Darm abgesondert. Die Kopf- und Halsmuskulatur wie die Protonephridien sind gut sichtbar. Die paarigen Fußdrüsen haben in jeder Zehe eine Sammelblase. Die Eidrüse besitzt 8 Zellkerne. Der Mastax ist veränderlich. Bei einem Exemplar hatten beide Rami an der Basis kleine Spitzen, die Intramallei waren schwächer ausgebildet, und der nach innen gerichtete Zahn war kräftiger.

Größe: Gesamtlänge = 260 bis 340 μm, Zehen = 20 bis 24 μm, Trophi = 40 bis 46 μm, also kleinere Werte, als die von Wulfert angegebenen (1936, S. 419).

Die Trophiteile wurden bei einem Exemplar gemessen: Fulcrum = 14 μm, Rami = 18 μm, Unci = 19 μm, Manubrien = 36 μm.

Vorkommen: In zahlreichen Exemplaren im Juni 1961 und 1962 in zeitweisen Tümpeln unter dem Pintenul Pietrii Arse-Berg (1980 m), bei einem pH von 5,5, in einem sumpfigen Tale (Valea cu apă), bei einer Temperatur von 23 °C und einem pH von 5,2, in pflanzenlosen, flachen Dauertümpeln des Plaiul lui Păcală und Jepi, bei einer Temperatur von 6,8 °C und einem pH von 5,3 bis 5,5. Wulfert fand diese Art in einer kleinen Quelle bei Bad Lauchstädt im April. Diese Art wird zum zweiten Mal zitiert.

Schrifttum

Godeanu, S.: Contribuţii la cunoaşterea rotiferilor (Rotatoria Ehrb.) din R. P. R. Comunicările Academiei R. P. R. **XI**, 3, 6 Abb. (1961) 337—344.

Harring, H. K., und F. J. Myers: The Rotifer Fauna of Wisconsin. A review of the Central Grup of Notommatids. Trans. Wisc. Acad. Sc., Arts, Lett. **20** (1922) 553—662, 21 Taf., 4 Abb.

— — The Rotifer Fauna of Wisconsin. II. A Revision of the Notommatid Rotifers, exclusive of the Dicranophorinae. Trans. Wisc. Acad. Sc., Arts, Lett. **21** (1924) 415—549, 28 Taf.

Hauer, J.: Rotatorien aus dem Schluchseemoor und seiner Umgebung. Ein Beitrag zur Kenntnis der Rotatorienfauna der Schwarzwaldhochmoore. Verh. Naturwiss. Vereins Karlsruhe **29** (1935) 47—130, 29 Abb.

Myers, F. J.: The Distribution of Rotifera on Mount Desert Island. III. New Notommatidae of the Genera Pleurotrocha, Lindia, Eothinia, Proalinopsis and Encentrum. Amer. Mus. Novitates No. **660** (1933) 18 S., 10 Abb.

Rodewald, L.: Fauna Rotiferelor din Bucovina. Sistematica, biologia şi răspîndirea lor geografică. Bull. Fac. St. din Cernăuţi **8** (1935) 187—266, 21 Abb.

— L. Rudescu und S. Godeanu: Die Rädertierfauna Rumäniens. VII. Neue und bemerkenswerte Rädertiere aus Rumänien. Zool. Anz. **167**, 9/12 (1961) 341—359, 15 Abb.

Rudescu, L.: Fauna R. P. R. Trochelminthes. II, Part II, Rotatoria, Editura Academiei R. P. R. 1198 S., 899 Abb.

Sudzuki, M.: Limnological Survey of the Lake Nojiri on the Tableland in Middle Japan. II. Description of some new species of Rotifers. **21**, 2 (1960) 19—25, 5 Abb.

Voigt, M.: Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Gebrüder Borntraeger, Berlin. Vol. **I**, Textband (1957) 508 S., 27 Taf. mit Abb., Vol. **II**, Tafelband (1956), 115 Taf. mit Abb.

Weber, E. F.: Faune rotatorienne du bassin du Léman. Rev. Suisse Zool. **V** (1898) 263 bis 785, Taf. X—XXV.
Wulfert, K.: Beiträge zur Kenntnis der Rädertierfauna Deutschlands. II. Teil (Dicranophorinae). Arch f. Hydrobiol. **XXX** (1936) 401—437, 29 Abb.
— Beiträge zur Kenntnis der Rädertierfauna Deutschlands. III. Teil (Cephalodellae). Arch. f. Hydrobiol. **XXXI** (1937) 592—635, 39 Abb.
— Rädertiere aus dem Salzwasser von Hermannsbad. Zool. Anz. **143**, 6/8 (1943) 161—172, 6 Abb.

Male reproductive organs of *Crocothemis servilia servilia* Drury (Libellulidae: Odonata)

By

Brijesh Kumar Srivastava[1]

Mit 18 Abbildungen

(Eingegangen am 6. November 1962)

Abstract

The morphology, anatomy and histology of the male reproductive organs (both internal and external) of adult *Crocothemis servilia servilia* Drury have been described in detail. The account of the internal genital organs differs greatly from the literature available at present. The testes are present sub-dorsally to the alimentary canal in the whole of the sixth and seventh abdominal segments. The vas deferens continues anteriorly inside the testis throughout its length. Accessory glands are absent. The description of the external genitalia is complete and is fully illustrated by diagrams and photographs. The structure and the shape of the organs of secondary copulatory apparatus is quite different from those described so far and may be regarded specific of the dragonfly investigated.

The external genital organs in male Odonata have been described by Selys-Longchamps and Hagen (1858), Goddard (1896), Schmidt (1916), Machotin (1929), Chao (1953) and Snodgrass (1954, 1957), while their development has been worked out by Thompson (1908), Backhoff (1910) and George (1928). Marshall (1914) and Tillyard (1917) described the anatomy of the internal reproductive organs in *Libellula quadrimaculata* Linn. and *Aeschna* respectively. It is thus evident that very little work has been done on the reproductive system of Odonata in general and the indian dragonflies in particular.

Material and Method

Adult specimens of *Crocothemis servillia servillia* Drury were captured with a large net mostly during February-April. These were dissected in 0.75% NaCl solution and the

[1] Brijesh Kumar Srivastava, Department of Zoology University of Saugar, Saugar, India.

reproductive organs fixed for 18 to 20 hours in a mixture of Picro-Formol-Acetic acid in the ratio 3 : 1 : 0.2. Serial sections, cut 6 to 8 micra thick, were stained in Delafield's haematoxylin or Heidenhain's haematoxylin and counterstained with alcoholic Eosin. Picro-indigo-carmine gave the best result for staining the external genital organs.

Internal genital organs

Male internal genital organs in *Crocothemis servilia servilia* Drury consist of a pair of testes, a pair of efferent ducts, the vasa deferentia and a sperm-sac. Definite accessory glands connected with the male reproductive system have not been found in this dragonfly.

The Testes: There is a pair of elongated, tubular, translucent (in living condition) testes measuring 5.979 mms. long and 0.408 mm. thick and lying subdorsally to the alimentary canal in the whole of the sixth and seventh abdominal segments (Plate II, fig. 5). Sometimes the testes extend from the middle of the sixth abdominal segment upto the end of the seventh abdominal segment, or the left testis may be situated a little anterior to the right one. Each testis is enveloped all round by fat-bodies and comprises a very large number of lobules. The wall of the testis is composed of an inner peritoneal layer and an outer adipose tissue layer (Plate I, fig. 1). The peritoneum is single-layered and forms a delicate true covering of the testis which usually breaks up in pieces during sectioning. The whole of the internal space of the testis is filled up with a large number of testicular lobules which vary greatly in size and in the nature of the contents.

A lobule is a solid and somewhat spherical structure bounded externally by a very thin limiting membrane. Inside it, the germ cells are packed together leaving no space in the centre. A definite germinal epithelial layer is wanting in each lobule. All the germ cells in a lobule are alike and represent only one stage of spermatogenesis ie. they may all be either spermatogonia, spermatocytes, spermatids or spermatozoa. The different lobules, however, contain germ cells in different stages of spermatogenesis. Each lobule when ripe opens through minute ductules, into a common central duct (Plate I, fig. 1) running in the middle of the testis throughout its length. The structure of the ductule is similar to that of the wall of the lobule. During its course the central duct gives out at some places few finger-like processes, into which the lobules pour their contents. The wall of the central duct is made up of two layers, an inner epithelium consisting of a single tier of large cuboidal cells with rounded nuclei containing many granular bodies and a thin outer coat of circular muscle fibres. The cytoplasm of a few epithelial cells shows vacuoles. Sperms are often found in the lumen of the duct. There is no definite arrangement of lobules round the central duct, a fact contrary to the observations of the author (1960) in *Diplacodes trivialis* Rambur.

The testes are maintained in position by tracheae, nerves, fat-bodies and by filaments which are attached to the bodywall in the fourth and fifth abdominal segments. The filaments are the anterior prolongation of the adipose tissue layer surrounding the testes.

The Vas Deferens: The testis is attached posteriorly to the terminal end of a duct, the vas deferens, extending from the beginning of the eighth abdominal segment upto the middle of the ninth abdominal segment (Plate II, fig. 5) and measuring 3.937 mms. in length. Vas deferens runs laterally on each side of the alimentary canal for some distance in the eighth abdominal segment, then it turns downwards and posteriorwards and finally becomes ventral to the gut. About the middle of the ninth abdominal segment, it forms a prominent U-shaped loop before joining the sperm-sac from the postero-ventral side (Plate III, fig. 1). Morphologically as well as histologically, the vas deferens is divided into three regions, (i) an anterior thin region, (ii) a posterior enlarged region and (iii) the looped region.

The wall of the anterior region of the vas deferens is composed of an inner epithelial layer consisting of a single tier of vacuolated cells with distinct nuclei, and a thin outer layer of circular muscle fibres (Plate I. fig. 2). The adipose tissue forms a thick, complete and regular outermost layer in the wall of the duct. The structure of the posterior region of the vas deferens is similar to that of the anterior region except that in the former, the epithelial layer is comparatively thicker and the cavity is more spacious. There is a deposition of the granular material also at the apical end of the epithelial cells of the posterior region of vas deferens which suggests their glandular nature. The structure of the looped region also resembles to that of the anterior region except that the musculature is relatively more strongly developed in the looped part. The vas deferens continues anteriorly inside the testis as central duct (Plate III, fig. 7) whereas on the posterior side it opens into a sperm-sac.

The Sperm-sac: There is a large spherical sac-like structure, the sperm-sac, into which open the two vasa deferentia (Plate III, fig. 1). It is a distensible structure of variable size measuring on an average 0.85 mm. across and 0.765 mm. in antero-posterior direction. Sperm-sac occupies nearly the whole of the anterior half of the ninth abdominal segment and appears slightly bilobed due to the presence of a small antero-dorsal notch (Plate II, fig. 5). Histologically, the wall of the sperm-sac consists of an epithelial layer of small flat cells with large nuclei (Plate I, fig. 3). It is surrounded on the outer side by a thick layer of striated circular muscle fibres with elongated nuclei. The adipose tissue, though greatly developed in this region, is however, loosely attached to the wall of the sac and gets easily separated in sections. In the centre of the sac there is a spacious cavity which is always filled nearly completely with a large number of irregularly scattered mature spermatozoa. The epithelium of the sperm-sac is not lined internally by a chitinous intima.

The Ejaculatory Duct: The portion of the ventral wall of the sperm-sac lying in immediate contact with a cup-shaped chitinous depression (described later) is modified to form an ejaculatory duct which is inconspicuous and not visible with unaided eyes. The histological structure of the ejaculatory duct is similar to that of the sperm-sac except that its cavity is lined by a very thin layer of chitin (Plate I, fig. 4). The ejaculatory duct communicates to the

exterior through the male genital opening situated ventrally in the middle of the ninth abdominal segment.

External genital organs

The external genital organs in male *Crocothemis servilia servilia* Drury consist of a pair of reduced appendages surrounding the male gonopore, a pair of supra-anal appendages, an unpaired infra-anal appendage and a secondary copulatory apparatus.

The Male Gonopore: It is an elongated elliptical aperture measuring 0.289 mm. in length and situated between the bases of a pair of small appendages on the ventral side of the ninth abdominal segment (Plate III, fig. 2). The appendages are thick, somewhat elongated, strongly chitinized and pear-shaped structures measuring 0.493 mm. in length (Plate II, fig. 3). Each organ is broad and rounded anteriorly, while the posterior tapering end projects caudad. The chitinous wall of the male genital opening is produced dorsally to form a cup-like structure measuring 0.408 mm. in antero-posterior direction and 0.204 mm. across (Plate III, fig. 2). The lateral walls of this structure bear many hairs. It lodges the ejaculatory duct.

Posterior to the gonopore, there is a well developed chitinous post-genital plate, rounded posteriorly and overlapping the anterior part of the tenth sternite. It bears many hairs. In addition to this, a broad band-like anterior genital plate, measuring 0.34 mm. in length, is also present immediately anterior to the genital opening. It is a strongly chitinized plate beset with numerous hairs and minute tubercles.

The Supra-anal Appendages: There is a pair of well developed brilliant red-coloured supra-anal appendages arising dorso-terminally from the last visible segment of abdomen (Plate II, figs. 1, 2 & 3). Each appendage is a stout rod-like tubular organ measuring 2.0 mms. in length. The two supra-anal appendages are quite apart from each other at the bases but they tend to approach each other distally. Each supra-anal appendage bears a small spine measuring 0.034 mm. in length at the tip. Five to nine small black teeth-like protruberances, arranged in row, occur on the outer ventro-lateral side of each appendage. The entire surface of the supra-anal appendage, except the spine area, is beset with numerous bristle-like hairs, which are smaller on the ventral side than those found on the dorsal side.

The Infra-anal Appendage: It is a median, broad, triangular plate-like, brilliant red-coloured appendage, lying ventral to the supra-anal appendages and dorsal to the anus (Plate II, figs. 1 & 3). The infra-anal appendage is not found in the female dragonfly. It is slightly smaller in length than the supra-anal appendage, and is narrow at the base, broad in the middle and tapering gradually towards the broadly rounded distal end. The appendage is spoon-shaped being depressed in the middle and curved upwards apically. The infra-anal appendage bears a groove for receiving the lamina supra-analis on the ventral proximo-basal end while at the distal tip it bears dorsally two black

blunt teeth-like protruberances, one on each side of a very faintly indicated median suture. Both the surfaces of the appendage bear hairs which are small on the dorsal side and large on the ventral side.

The secondary copulatory apparatus

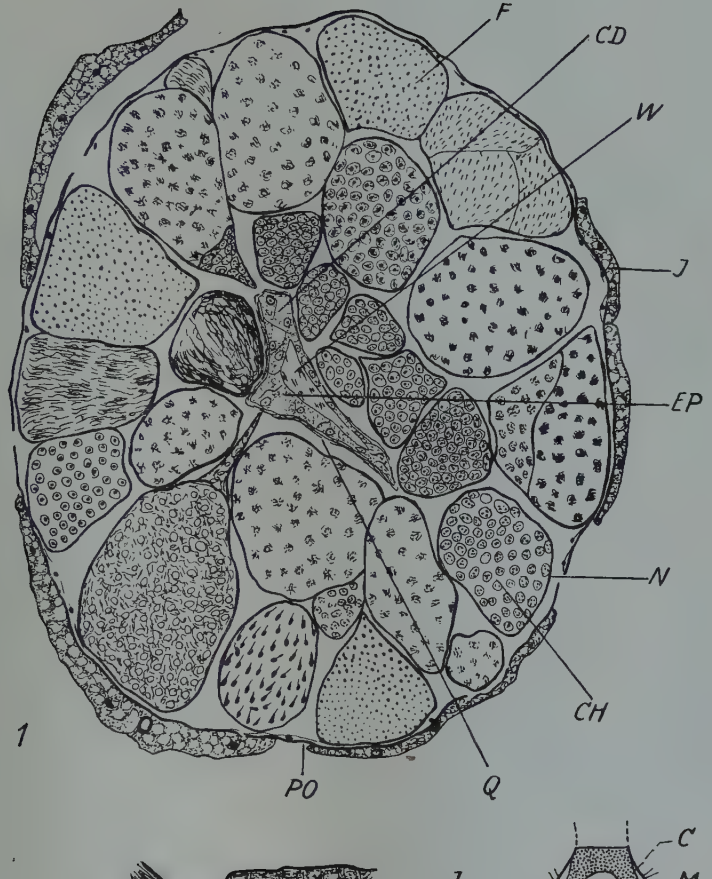
A very complicated set of organs forming the secondary copulatory apparatus in male *C. servilia servilia* Drury only is situated on the ventral side of the second and third abdominal segments. It consists of a pair of genital lobes, an anterior lamina, a posterior lamina, supporting framework, penis sheath, a pair of hamules, a penis vesicle and a penis. All these organs lie in a depression, the genital fossa.

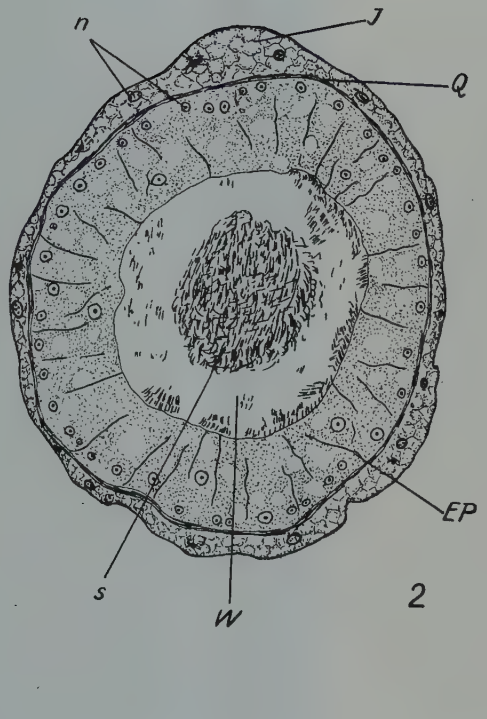
The Genital Lobes : These are two apically rounded, elongated and posteriorly directed extensions, each measuring 0.493 mm. in length and originating from the postero-lateral side of the second abdominal tergite (Plate II, fig. 4). The genital lobes are situated posterior to the hamules lying at an obtuse angle to the plane of abdomen. These lobes lie folded over the penis vesicle and bear long bristle-like hairs apically and dorsally. The genital lobes protect the penis vesicle and probably help in the erection of the penis also.

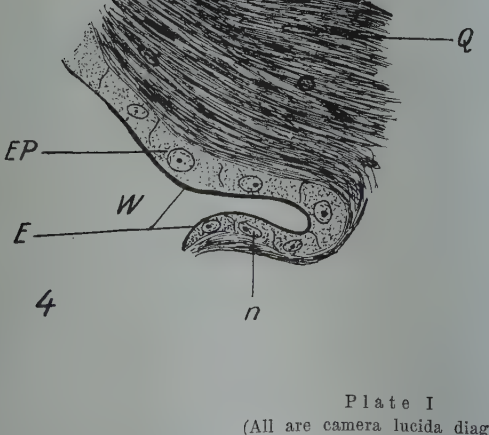
The Anterior Lamina : It is a large chitinous piece lying ventrally in the anterior one-third region of the second abdominal segment (Plate II, fig. 4 and Plate III, fig. 3). It is divisible into two regions, an anterior (*a*) transversely elongated and weakly sclerotized flat plate bearing few scattered bristle-like hairs, and a posterior (*b*) strongly sclerotized convex portion. The posterior margin of the posterior portion of anterior lamina is strongly arched and broadly notched in the middle in the form of a bowl-shaped structure. At the sides, it is drawn out into triangular processes supposed to be rudiments of the anterior pair of hamules (Thompson 1908). The lateral side of the posterior portion of anterior lamina is infolded latero-ventrally thereby forming an elongated socket-like structure. The upper surface of the posterior convex region and the almost regular margin of the notch bear long bristle-like hairs. The anterior lamina does not extend over the anterior region of the penis sheath.

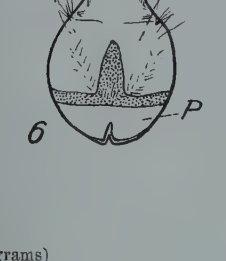
The Posterior Lamina : It is a broad, rectangular and membranous sclerite situated ventrally at the posterior end of the second abdominal segment, usually hidden under the posterior end of the hamules, genital lobes and the penis vesicle. Its posterior margin is notched in the mid-ventral line.

The Supporting Framework : There is a system of chitinous rods forming more or less a U-shaped structure which gives support to the hamules, genital fossa, penis sheath and to the anterior lamina (Plate III, fig. 4). The lateral arms of the U-shaped framework consist of stout, slightly ventrally convex chitinous rods, measuring 0.833 mm. in length. These are attached anteriorly by their comparatively weakly sclerotized ends to the inner side of the lateral basal region of the posterior portion of the anterior lamina. This portion of the framework gives support laterally to the genital fossa and anteriorly to the anterior lamina. The horizontal bar of the U-shaped framework is formed









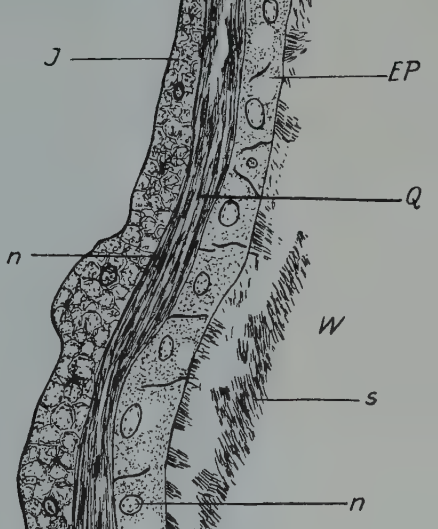


Plate I

(All are camera lucida diagrams)

Fig. 1. T. S. of testis (43×O X 5×E)

Fig. 2. T. S. of vas deferens (43×O X 5×E)

Fig. 3. A portion of the wall of sperm-sac (43×O X 15×E)

Fig. 4. A portion of the sperm-sac showing ejaculatory duct (43×O X 15×E)

Fig. 5. Dorsal view of penis vesicle

Fig. 6. Ventral view of penis vesicle

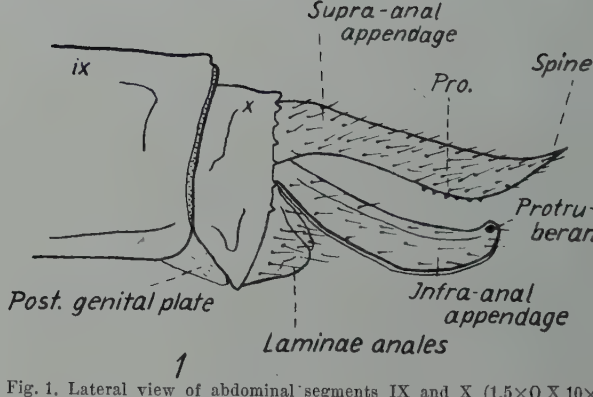


Fig. 1. Lateral view of abdominal segments IX and X (1.5×O X 10×

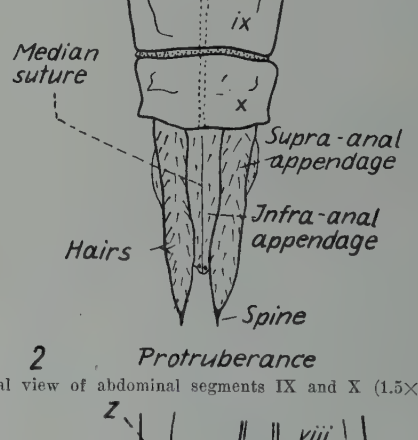


Fig. 2. Dorsal view of abdominal segments IX and X (1.5×O X 6×

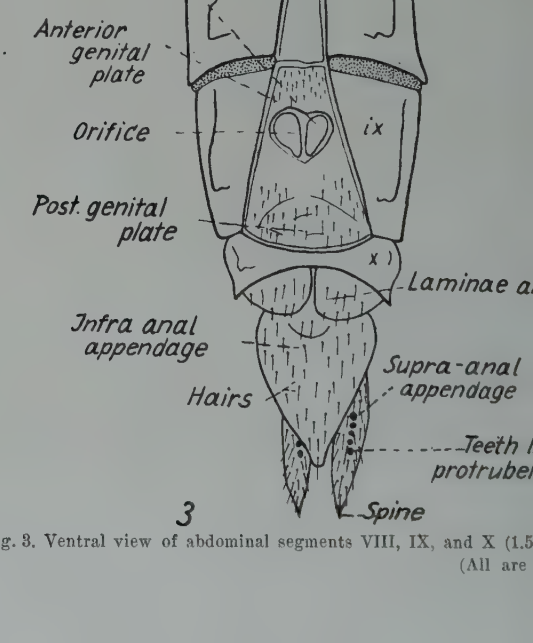


Fig. 3. Ventral view of abdominal segments VIII, IX, and X (1.5

(All are

late II

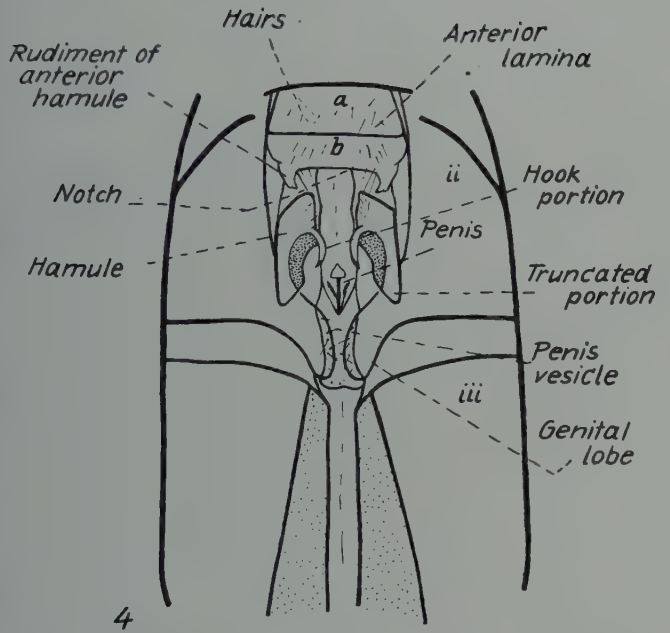


Fig. 4. Ventral view of secondary copulatory apparatus (1.5×O X 10×E)

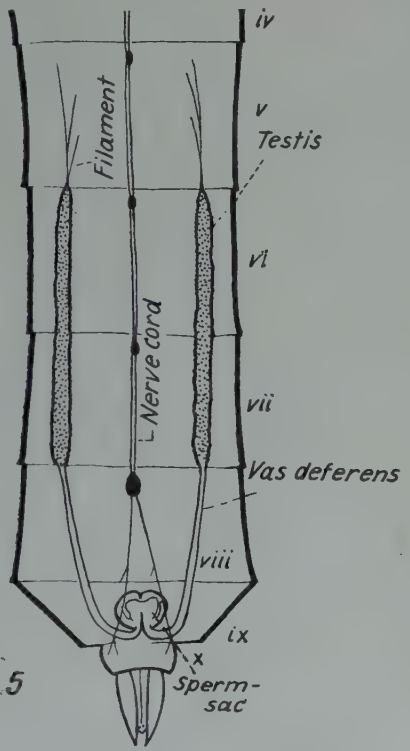


Fig. 5. Male internal reproductive organs

(O X 10×E)
camera lucida diagrams)

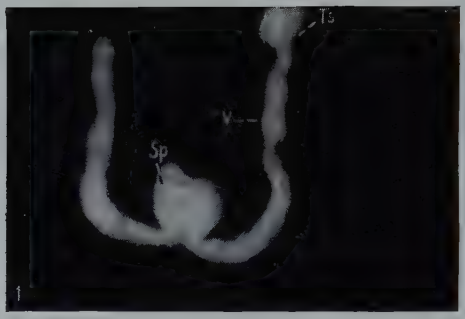
by two small rods which arise from the posterior ends of the lateral rods and are directed dorso-anteriorly towards the median line, where these unite. A somewhat V-shaped structure is thus formed, which gives support to the dorsal basal side of the penis sheath. At about the middle, each of the lateral rod gives out ventro-laterally, a comparatively long rod-like process to which the anterior end of the base of the hamule is attached.

The Penis-Sheath : It is a chitinous, scoop-like triangular structure lying centrally in the genital fossa on the ventral side of the second abdominal segment, and measures 0.85 mm. long (Plate III, fig. 4). The apex of the triangle is rounded and directs anteriorly. The posteriorly directed latero-basal ends of the penis sheath give articulation to the posterior basal end of the hamule and are joined together by a very thin faint line of chitin. Penis sheath is divisible into two portions, a large anterior pale-yellow portion and a small posterior broad basal portion, which lies embedded in the membranous genital fossa. The dorsal and the lateral surfaces of the anterior portion of penis sheath are beset with bristle-like hairs. The sub-dorsal and apical dorsal surface of the anterior portion of penis sheath is chitinized more than the meso-dorsal surface. Dorsally the penis sheath is supported by the horizontal arm of the framework.

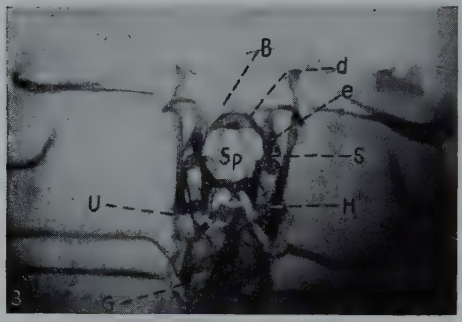
The Hamules : There is only a single posterior pair of hamules (Plate II, fig. 4) lying laterally in the genital fossa and projecting ventrad. Each hamule is a thick, irregularly lobed fleshy organ, rectangular at the base, but distally it is somewhat laterally compressed and divided into two distinct portions an anterior and a posterior. The anterior spur-like portion is directed laterally towards the mid-ventral line, and bears terminally a strongly incurled black hook. The posterior triangular portion is directed posteriorly and has a pointed apex. The face of the truncate lobe (posterior portion) lies opposite the concave side of the anterior portion and bears numerous minute hairs. Large bristle-like hairs are present on the upper surface of the hamule in the anterior region. The posterior portion of the hamule is nearly twice as long as the anterior hook bearing portion. The proximo-basal end on the inner side and on the mesal face is membranous, but on the outer basal side each hamule is strongly chitinized. Anteriorly the hamule is attached to the ventro-lateral rods, which arise from the lateral rods of the framework while the posterior point of attachment is provided by the postero-lateral basal ends of the penis sheath.

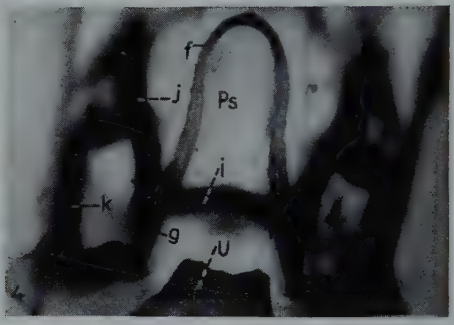
The Penis Vesicle : Situated at the anterior end of the third sternite there is a flak-shaped hemispherical penis vesicle (Plate II, fig. 4 and Plate III, fig. 3 & 4) measuring 1.105 mms. in length. It is flat on the dorsal side and convex on the ventral side. The dorsal side is membranous and bears a large median triangular sclerite (Plate I, fig. 5), through which the vesicle is attached to the underlying part of the abdomen. Ventrally the penis vesicle is distinctly divided into two portions by a transversely elongated membranous area; (Plate I, fig. 6) an anterior triangular portion constituting the neck, and a posterior bulging portion constituting the body of the vesicle. The posterior portion consists of three sclerites which are arranged in a triangular form being separated by membranous interspaces. The postero-median scle-

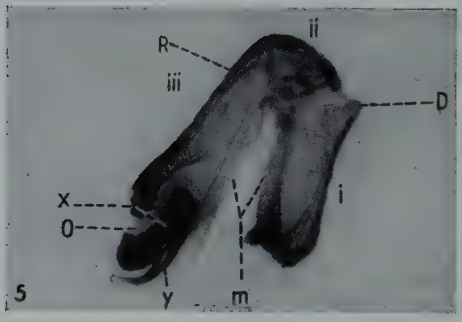
Plate III

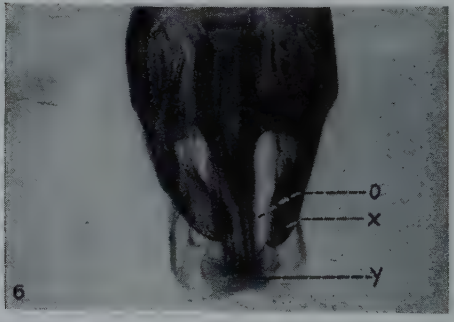

Ts
V
Sp
1

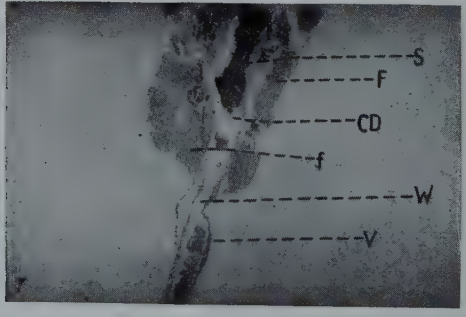
J
Z
b
o
K
2


B
d
e
Sp
S
U
H
3


f
j
Ps
i
k
g
U
4


R
ii
iii
D
X
O
i
5
Y
m


O
X
Y
6


S
F
CD
f
W
V
7

rite (P) is a large highly chitinized and bilobed piece. The two antero-lateral sclerites (A) are not as clear as the postero-median. Mid-ventrally these are separated by a membranous area. The neck portion consists of a single triangular and strongly sclerotized sclerite which bears a tuft of long hairs at its two basal angles. Bristle-like hairs are also present ventrally in the middle region of the vesicle in a V-shaped pattern. The posterior margin of the penis vesicle is deeply cleft in the mid-ventral line. This cleft divides the postero-median sclerite into two halves. The cavity of the vesicle is filled up with a fluid and mature spermatozoa, and does not communicate with the haemocoel or the genital fossa, a fact contrary to the findings of TILLYARD (1917), KENNEDY (1922) and BORROR (1942).

The Penis: It is a median, long, three segmented structure (Plate III, fig. 5) arising terminally from the neck portion of the penis vesicle. The first or the proximal joint is a simple stout rod 0.782 mm. long, lying in the groove of the penis sheath immediately anterior to the vesicle and projecting cephalad. It is heavily chitinized laterally and latero-ventrally, but mid-ventrally it is membranous. The dorsal side of the segment is but weakly sclerotized. This segment bears sub-apically a median and strongly chitinized spur-like process, the dorsal process, on the dorsodistal end. In a KOH treated preparation, the ventral membranous side of the whole of the penis appears irregularly indented.

The second or the middle segment is smallest of the three joints measuring 0.34 mm. in length. It is triangular in shape with a round outer dorsal margin. The sub-dorsal and lateral sides of the segment are strongly chitinized, but mesally on the dorsal side there is a membranous triangular depressed area. The ventral side of the segment is narrow and membranous.

The third or the distal segment is largest measuring 1.275 mms. in length. It is cylindrical in shape and very complicated in nature consisting of several sclerites and lobes. There is an anterior pair of greatly elongated sclerites extending from the proximal end of the segment upto its two-third distance on the dorsal and lateral sides. Posterior to these are two small lateral sclerites whose distal end is laterally compressed and lobe-like in shape. There is a pair of latero-ventral sclerites resembling more or less a vertebrate lower jaw in shape. These are united together in the mid-ventral line forming a single median ventral structure. This ventral sclerite is transversely broad anteriorly, narrow in the middle and spoon-shaped postero-distally with a round apex. The ventral

---

Plate III

Fig. 1. Photomicrograph of posterior portion of male internal reproductive system showing loop of the vas deferens, and sperm-sac (1×O X 10×E)
Fig. 2. Photomicrograph of 9th sternum of male showing gonopore, gonopods, and genital plates etc. (1×O X 10×E)
Fig. 3. Photomicrograph of secondary copulatory apparatus. Penis removed to show underlying organs (1×O X 6×E)
Fig. 4. Photomicrograph (close up) of penis sheath, supporting framework and bases of hamules (10×O X 10×E)
Fig. 5. Photomicrograph of penis (1×O X 10×E)
Fig. 6. Photomicrograph of penis tip showing orifice (10×O X 10×E)
Fig. 7. Photomicrograph of L. S. of posterior portion of testis showing continuation of the central duct as vas deferens (10×O X 10×E)

surface and the apical region of the third joint of penis is weakly sclerotized. On the mid-dorsal distal side, there is an orifice which is bounded laterally by the two distal lobes of the lateral sclerites and postero-dorsally by the apical concave end of the median ventral sclerite. Antero-dorsally the orifice is bordered by the posterior margin of the anterior sclerites (Plate III, fig. 6). The true opening of the penis is borne, however, at the end of a tube which runs inside the segment nearly upto the tip.

Discussion

Wm. S. Marshall (1914) described the testes in *Libellula quadrimaculata* Linn. arising in the posterior part of the third abdominal segment and running slightly dorsally to the mid-intestine upto the posterior margin of the seventh abdominal segment. Tillyard (1917) in *Aeschna* and George (1928) in *Agrion* reported that the testes extend dorsally on either side of the alimentary canal from the fourth abdominal segment upto nearly the posterior margin of the eighth abdominal segment. According to the present investigation, however, the position of the testes differs greatly from the above stated ones. The testes in *Crocothemis servilia servilia* Drury are present sub-dorsally to the alimentary canal in the whole of the sixth and seventh abdominal segments only.

As described earlier, the testis is a long cylindrical organ apparently appearing unifollicular, the single follicle being attached terminally to the vas deferens. Histologically, each testis consists of a large number of lobules or cysts of Marshall (1914) containing germ cells, and opening into a central duct. The various zones, such as germarium, zones of maturation, division and transformation found serially arranged in a typical insect testicular follicle appear irregularly in this case. The absence of a germinal epithelium and the presence of only one type of germ cells in each lobule also indicates the possibility of unifollicular nature of the testis. But the facts that Imms (1957) regards lobules and follicles as synonyms, each lobule is connected to the central duct, and the different zones of a typical testicular follicle are present irregularly in the organ, show that the testis in *C. servilia servilia* Drury is, in reality, multifollicular and each lobule represents a single follicle. Regarding the absence of germinal epithelium it is possible that it degenerates early in the nymphal stages of the dragonfly leaving behind only a thin limiting membrane in the adult stage to enclose the germ cells which it proliferated. The structure of the testes in the adult dragonfly is thus greatly specialized.

Tillyard (1917) in *Aeschna* and Srivastava (1960) in *Bradinopyga geminata* Rambur reported that before joining the sperm-sac, each vas deferens formed loops. In *C. servilia servilia* Drury also, the posterior enlarged region of each vas deferens forms a prominent U-shaped loop about the middle of the ninth abdominal segment, thereby increasing its length. This is due to the fact that the spermatozoa are stored in the vas deferens also besides the sperm-sac.

As mentioned above, the vasa deferentia of the two sides open in the middle of the ninth abdominal segment into a sac-like structure termed seminal

vesicle (MARSHALL 1914), sperm-sac (TILLYARD 1917) and vesicular sac (GEORGE 1928). SNODGRASS (1935) regards seminal vesicles as ectodermal. But the sperm-sac in the dragonfly studied, appears mesodermal in nature as it is not lined by chitinous intima and shows histological resemblance to the vasa deferentia which form it. The sperm-sac communicates ventrally to the exterior by a very small deep cup-like region which is lined internally by chitin, forming the ejaculatory duct.

MARSHALL (1914) and TILLYARD (1917) report that the sperms are present in bundles forming spermatophores inside the sperm-sac. In the species investigated, no spermatophores have been found in the sperm-sac; neither in the vasa deferentia nor in the spermatheca in the female which were specially dissected for the purpose. On the other hand, they have been found scattered irregularly in the lumen of the organs observed.

The infra-anal appendage in the species under study, though apparently unpaired, is really composed of two symmetrical pieces fused together in the median line. This is evidenced by the presence of a faintly indicated median suture on the dorsal side and a pair of small tubercles situated symmetrically on the two sides of the suture on the dorso-distal tip of the appendage. This is supported by the fact that the infra-anal appendages are paired in Zygoptera, a group primitive than the Anisoptera, to which *Crocothemis* belongs. This modification in Anisoptera probably strengthens the infra-anal appendage which is used by the male alongwith the supra-anal appendages, in grasping the female during mating. The row of black teeth-like protruberances observed on the outer ventro-lateral side of the supra-anal appendages provides a rougher surface to the claspers, thereby making the grip more perfect. These teeth-like protruberances have not been reported by any worker so far except SNODGRASS (1954) who has shown them only in the diagram, and is silent about these in the discussion. Since they have been observed occurring constantly only in the males, they seem to represent secondary sexual characters.

The pair of small pear-shaped appendages present on the ninth abdominal segment and mentioned in the description have been termed coxites by GEORGE (1928), valvules by TILLYARD (1917) and gonopods by SNODGRASS (1935). GEORGE (1928) noted the presence of styli at the tip of these structures only in the early nymphal stages of *Agrion*. These appendages, therefore, represent the vestigial gonapophyses of the male dragonfly. SNODGRASS (1957) while rejecting the old theory of the appendicular orgin of the gonapophyses states that these develop separately and have no relation with the abdominal legs. The term coxite (GEORGE 1928) meaning 'coxal part of a leg' is, therefore, misleading and has been discarded. In the present work, however, these appendages have been termed gonopods in accordance with SNODGRASS (1935).

In the modern dragonflies, the copulatory function has been shifted from the posterior region of abdomen to the secondary copulatory apparatus in the anterior region. The 'primary penis' on the ninth abdominal segment has therefore, degenerated and disappeared. However, SNODGRASS (1935) mentions the occurrence of a rudimentary true penis bearing the genital opening at the tip.

In *C. servilia servilia* Drury, it has been observed that the chitinous wall of the male genital aperture is produced dorsally to form a cup-like structure, lodging the ejaculatory duct in its cavity. This structure which has not been reported by any worker so far, probably represents the true rudimentary penis that has assumed a peculiar ineversible form, very different from the typical penile structure as a result of degeneration. In the present description, however, the term penis has been used for the functional intromittent organ ('secondary penis') of the secondary copulatory apparatus, following the terminology of a majority of Odonatologists viz. THOMPSON (1908), TILLYARD (1917) and CHAO (1953) etc. The penis in *C. servilia servilia* Drury is a three segmented organ, the third segment lying bent over the first. The orifice of the penis is situated at the end of a tube running inside upto the distal tip of the third segment and not on the convex dorsal side of the second segment as reported by TILLYARD (1917) in *Aeschna*.

Summary

The testes are a pair of elongated, cylindrical and multilobular organs lying sub-dorsally to the alimentary canal in the whole of the sixth and seventh abdominal segments. The vasa deferentia are simple tubes extending from the beginning of the eighth abdominal segment upto the middle of the ninth abdominal segment. Anteriorly each vas deferens is continued as central duct inside the testis throughout its length. Posteriorly they form a prominent U-shaped loop before joining a sperm-sac from the postero-ventral side. The sperm-sac is a large sac-like, slightly bilobed organ present in the ninth abdominal segment. It stores spermatozoa. The ejaculatory duct is very small, inconspicuous and deep cup-shaped connecting the sperm-sac ventrally to the exterior. Accessory glands are totally absent, and the secretory function is performed by the epithelial cells of the wall of the vas deferens and sperm-sac. The male genital opening is an elliptically elongated aperture situated in between a pair of highly sclerotized pear-shaped gonopods in the middle of the ninth sternum. A reduced 'primary penis' in the form of a deep cup-like chitinous structure is present immediately dorsal to the male gonopore. The supra-anal appendages are well developed and bear ventro-laterally 5 to 9 small black teeth-like protruberances of a secondary sexual character. The shape and the structure of the secondary copulatory apparatus is characteristic of the species investigated. The functional intromittent organ ('secondary penis') is distinctly three segmented, the third segment lying bent over the first. Its orifice is situated at the end of a tube running inside upto the distal tip of the third segment.

Acknowledgments

The author acknowledges his indebtedness to Dr. S. N. PRASAD, Assistant Professor in Zoology, University of Allahabad for guiding and taking keen interest in the present work. His thanks are also due to Prof. M. D. L. SRIVASTAVA, Head of the Zoology Department, Allahabad University, and to Prof. D. S. SRIVASTAVA, Head of the Zoology

Department, Saugar University for providing the necessary facilities for completion of the work.

References

Backhoff, P.: Die Entwicklung des Copulationsapparates von *Agrion* etc. Z. wiss. Zool. **95** (1910) 647—706, 1 plate.

Borror, D. J.: A revision of the Libelluline genus *Erythrodiplax* (Odonata). Ohio State Univ. Contr. Zool. Ent. No. 4, Biol. Ser. (1942) pp. xv + 213, 41 pls.

Chao, H. F.: The external morphology of the dragonfly, *Onychogomphus ardens* Needham. Smiths. Miscell. Coll., **122** No. 6 (1953) 1—56.

George, C. J.: The morphology and development of the genitalia and genital ducts of Homoptera and Zygoptera as shown in the life-histories of *Philaenus* and *Agrion*. Quart. J. micros. Sci. London **72** (1928) 447—485, 3 pls.

Goddard, M. F.: On the second abdominal segment in a few Libellulidae. Proc. Amer. philos. Soc. **35** (1896) 205—212, pls. xiv and xv.

Imms, A. D.: A General Textbook of Entomology. Methuen & Co. Ltd., 36, Essex Street, Strand, London, W. C. 2, Ninth edition (1957) 886.

Kennedy, C. H.: The morphology of the penis in the genus *Libellula* (Odonata). Ent. News, Philadelphia **33** (1922) 33—40, 2 pls.

Machotin, A.: Zur morphologischen Bedeutung der äußeren Geschlechtsanhänge von Odonata und *Carausius morosus*. Rev. Zool. russe, Moscow *9* (1929) 23—84, 36 figs.

Marshall, Wm. S.: On the anatomy of dragonfly, *Libellula quadrimaculata* Linn. Madison Trans. Wis. Acad. Sci. **17** Part 2 (1914) 755—790, pls. 68—81.

Schmidt, E.: Vergleichende Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegments bei männlichen Libellen. Zool. Jahrb. Anat. Jena **39** (1916) 88—200, pls. 9—11.

Selys-Longchamps, E. de, and H. A. Hagen: Monographie des Gomphines. Brussels (1858) 1—460, 23 pls.

Snodgrass, R. E.: Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill Book Co., Inc. New York and London (1935) 1—667, 319 figs.

— The dragonfly larva. Smiths. Miscell. Coll. **123**, No. 2 (1954) 1—38.

— A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. ibid. **135**, No. 6 (1957) 1—60.

Srivastava, B. K.: Studies on the reproductive system of certain Odonata. D. Phil. Thesis (unpublished), Allahabad University, India (1960).

Thompson, O. S.: Appendages of the 2nd abdominal segment of male dragonflies (Odonata). Rep. Ent., No. 23 in Albany, N. Y. St. Educa. Dept. Mus. Bull., No. 124 (1908) 249—263.

Tillyard, R. J.: The Biology of Dragonflies. Cambridge Memoir (1917) xii + 396, 188 Text figures, 4 pls.

Key to lettering

A	= Antero-lateral sclerite
B	= Anterior lamina
b	= Cup-like chitinous structure
C	= Dorsal chitinous sclerite
CD	= Central duct
CH	= Germ cells
D	= Dorsal process
d	= Notch
E	= Ejaculatory duct
EP	= Epithelium
e	= Rudiment of anterior hamule
F	= Lobule

f	= Apical portion of penis sheath
G	= Genital lobe
g	= Basal portion of penis sheath
H	= Hamule
h	= Hairs
I	= Adipose tissue
i	= Horizontal bar of U-shaped framework
J	= Anterior genital plate
j	= Lateral bar of supporting framework
K	= Posterior genital plate
k	= Proximo-basal end of the hamule
M	= Membranous area
m	= Ventral membranous surface
N	= Limiting membrane
n	= Nuclei
o	= Orifice
P	= Postero-median sclerite
PO	= Peritoneum
Ps	= Penis sheath
Pro.	= Protyuberance
Q	= Musculature
R	= Anterior sclerite
S	= Supporting framework
s	= Spermatozoa
SP	= Sperm-sac
Ts	= Testis
U	= Penis vesicle
V	= Vas deferens
W	= Lumen
x	= Lateral sclerite
y	= Latero-ventral sclerite
Z	= Gonopod

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter Nr. 1342 des Presseamtes beim Vorsitzenden des Ministerrates der Deutschen Demokratischen Republik

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 105/63

Zoologischer Anzeiger

Band 170 Juni 1963 Heft 11-12

Probleme der Metamerie des Kopfes

Im Rahmen der norddeutschen Symposien deutscher Zoologen [vgl. Zoologischer Anzeiger Bd. 160 (1958); 162 (1959); 164 (1960); 166 (1961); 169 (1962)] fand am 1. und 2. Dezember 1962 in Hamburg unter der Leitung von J. KÄLIN und A. KÄSTNER eine Aussprache über die Probleme der Kopfmetamerie statt. Die dort gehaltenen Berichte sowie die sich daran anschließenden Diskussionen sind Inhalt dieses Heftes, um wiederum Grundlage weiterführenden Meinungsaustausches zu werden. Die Diskussionsbemerkungen geben nicht die Folge der Wechselrede wieder; für den Druck wurden einige Gedankengänge zusammengefaßt.

Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt am Main

Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere

Von

DIETRICH STARCK[1]

Mit 12 Abbildungen und 5 Tabellen

(Eingegangen am 20. Dezember 1962)

1. Einleitung, Definitionen

Das Problem der Organisation des Wirbeltierkopfes bewegt die Morphologen seit der Begründung einer wissenschaftlichen Formenkunde an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert. In eindrucksvoller Weise spiegeln die Hypothesen und Theorien, die zum Kopfproblem entwickelt wurden, geistige Strömungen und Situationen der Zeitepochen wider. Klassik und Romantik haben ebenso prägend auf die Theorienbildung eingewirkt, wie Liberalismus, Viktorianismus, Fortschrittsglaube und Realismus. Wollen wir uns ein Bild von dem verschaffen, was heute, entkleidet von historisch bedingtem Beiwerk, als gesichertes Wissensgut gelten kann, so müssen wir feststellen, daß auch jetzt noch die Meinungen weit auseinandergehen. Die Darstellungen unseres Fragenkomplexes in Lehr- und Handbüchern führen historisch bedingtes und häufig auch überwundenes Gedankengut mit. Man wird gut tun, sich diese geistesgeschichtlich verständliche Besonderheit des Themas vor Augen zu führen, wenn man das Kopfproblem diskutiert.

Die Frage nach der Organisation des Wirbeltierkopfes nimmt in der wissenschaftlichen Diskussion ihren Ausgang von jener Theorienbildung, die den Bau

[1] Professor Dr. Dietrich Starck (Anatomisches Institut), Frankfurt/Main, Ludwig-Rehn-Straße 14.

des knöchernen Schädels aus Teilstücken, die Äquivalente von Wirbeln sind, erklären will. Das Kopfproblem ist aus der Wirbeltheorie des Schädels erwachsen. Probleme der segmentalen Gliederung des Körpers bei Evertebraten wurden unabhängig und vielfach ohne engen Kontakt mit der Wirbeltiermorphologie bearbeitet. Die neuere Entwicklung der Morphologie der Wirbellosen hat eine Fülle von Ergebnissen erbracht, die nicht immer in der notwendigen Weise von der Wirbeltiermorphologie zur Kenntnis genommen wurden. Grundsätzliche Fragen der Metamerie, der Segmentation und der Körpergliederung bei Wirbeltieren können nicht erfolgreich gefördert werden, wenn nicht der Zusammenhang mit der Forschung an Evertebraten gewahrt wird. Gerade aus der Evertebratenmorphologie wurden Erkenntnisse gewonnen, die von wesentlicher Bedeutung für die Beurteilung des Problems „Wirbeltierkopf" sind.

Es ist keine Frage, daß am Körper der Wirbeltiere, auch in der Kopfregion, Segmentationserscheinungen, also die seriale Aufeinanderfolge gleicher oder ähnlicher Organe und Organkomplexe, zu beobachten sind. Diese Phänomene sind einer exakten Untersuchung und Beschreibung zugänglich. Umstritten ist die Bewertung und Deutung.

Segmentale Gliederung findet sich im Wirbeltierkörper zweifellos an folgenden Organsystemen: Somite (Leibeswandmuskulatur), Spinalnerven, Rumpfwandgefäße, Wirbelsäule, Kiemendarm und Visceralbögen mit Branchialnerven, Kopfhöhlen, Neuralleiste, Plakoden und Vorniere. Inwieweit auch die sogenannten Neuromeren des embryonalen Zentralnervensystems in diesen Fragenkomplex einzuordnen sind, wird später besprochen. Die Begriffe Segmentation (Segmente) und Metamerie (Metamere) werden oft als Synonyme benutzt. Um Mißverständnisse zu vermeiden, verwende ich im folgenden im Anschluß an Wedin 1955, Rugh 1948 u. a. beide Termini nicht als Synonyma. Ich bezeichne als Segmentation die seriale Wiederholung von embryonalen Anlagen, Anlagemustern oder Organen. Im Gegensatz dazu benutze ich den Ausdruck Metamerie zur Kennzeichnung serialer Wiederholungen von fundamentalen Körperabschnitten. Bei der Definition der Metamerie kommt der Coelomgliederung eine wesentliche Bedeutung zu. Auch Reisinger (1961) bezeichnet die echte Metamerie als Coelommetamerie, wie es fast allgemein üblich ist, und grenzt sie scharf gegen die Pseudometamerie ab. Unter den neueren Autoren folgt Beklemischew nicht dieser Definition (1960).

Die Entstehung der Metamerie der Evertebraten ist vor allem von Remane (1949, 1959), der auf den Ideen von Heider und Iwanow weiterbaut, gefördert worden (Abb. 1). An der Wurzel von Protostomiern und Deuterostomiern stehen Formen mit drei Coelomabschnitten (Archimetameren), deren Leibeshöhlenabschnitte aus den Darmtaschen eines vierstrahligen Coelenteraten abgeleitet werden. Diese älteste Schicht der Metamerie ist primär also an das Coelom gebunden. Die drei Archimetameren werden im Anschluß an die Verhältnisse bei Echinodermen als Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel bezeichnet. Das Axocoel ist dem unpaaren Protosomcoelom gleichzusetzen. Es folgen die paarigen Coelomsäcke in der Mundgegend, das Hydrocoel. Das große paarige Rumpfcoelom (Metasomcoelom) entspricht dem Somatocoel.

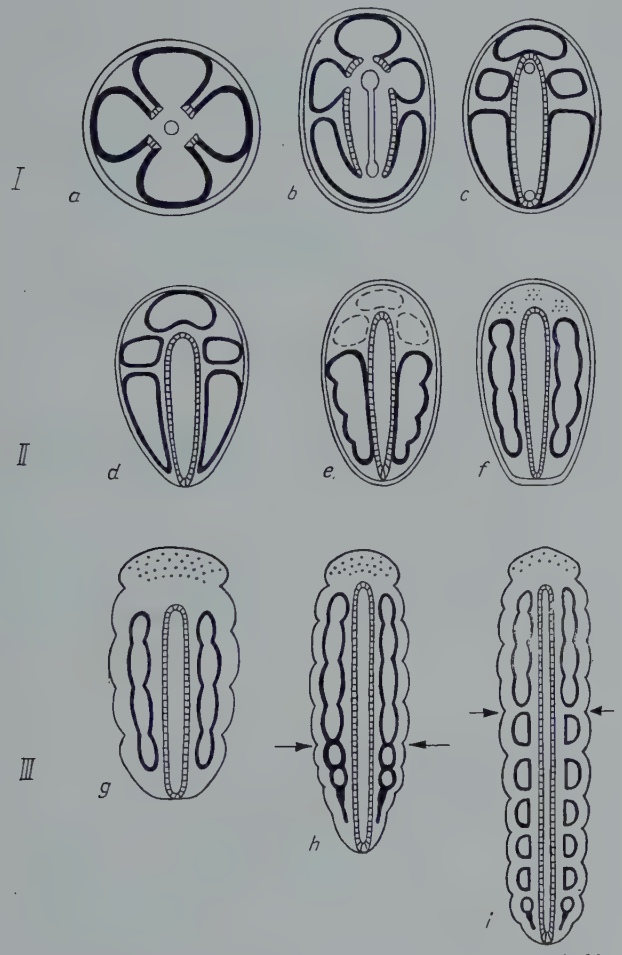


Abb. 1. Die Entstehung der Metamerie nach Remane. — I. Die Entstehung von Archimetameren aus einem vierstrahligen Bau. *a*) Coelenterat mit vier Gastraltaschen, *b*) Zerlegung des Urmundes in Mund und After. *c*) Abgliederung der Gastraltaschen zu Coelomräumen (Axocoel, Hydrocoel, Somatocoel). — II. Entstehung von Deutometameren durch Zerschnürung des Somatocoels. Rückbildung von Axo- und Hydrocoel. — III. Neubildung von Tritometameren durch Sprossungsprozeß hinter der durch einen Pfeil bezeichneten Stelle (aus Remane 1950, 1959)

Bei Protostomiern werden Axo- und Hydrocoel früh zurückgebildet. Sie erhalten sich nur bei Coelomopora (Tentaculata, Hemichordata, Echinodermata). Aus dem Somatocoel gehen in der zweiten Phase der Metamerisation durch Neugliederung des Somatocoels die Deutometameren hervor (Annelida). Die dritte Phase ist durch einen teloblastischen Sprossungsprozeß gekennzeichnet, der die Tritometameren entstehen läßt (Annelida, Arthropoda).

Damit ergibt sich die Frage, wie die Befunde an Chordaten in dieses Gesamtbild einzuordnen sind. An Deutungsversuchen und Hypothesenbildungen fehlt es nicht. Mit großer Wahrscheinlichkeit kann heute gesagt werden, daß die Segmentation der Chordaten nicht der Tritometamerie der Articulaten homolog ist, son-

dern Ausdruck einer Sonderentwicklung ist (Remane 1959). Mit aller Deutlichkeit hat Reisinger (1961) diese Auffassung formuliert: „Damit hat die Ursegmentbildung (der Chordata) gar nichts zu tun. Diese ist lediglich Ausdruck einer vom Schwanz auf den Rumpf übergreifenden Myomerie, die in keiner Weise mit der Tritometamerenbildung der Articulaten verwechselt werden darf." Sekundäre Segmentation ist eine Erscheinung, die wiederholt im Bereich des Metasoma (3. Archimetamer) vorkommt (Pogonophora, Vertebrata). Bei den Wirbeltieren greifen nun zwei Prozesse ineinander, die Myomerie der Leibeswand und die Branchiomerie der Kiemendarmregion. Die Myomerie der Leibeswand kann auf eine Gliederung des Mesoblasten zurückgeführt werden. Damit kann sie möglicherweise als sekundäre Gliederung des Somatocoels gedeutet werden. Nach anderer Auffassung (Bateson, Dart, Reisinger, Romer, Starck) ist die Myomerie der Leibeswand Ausdruck einer Neubildung. Stammformen der Chordaten müssen ein larvales Lokomotionsorgan (Schwanz mit: Rückenmark, Chorda, Muskulatur) ausgebildet haben. Bei Wirbeltieren kam es zur Fixation des Larvalschwanzes im Sinne eines pädogenetischen Prozesses. Somitenbildung bei Wirbeltieren bedeutet nach dieser Auffassung also ein Übergreifen der Myomerie vom Schwanz auf den Rumpf. Es dürfte Einmütigkeit darüber bestehen, daß die Myomerie der Vertebraten ein Prozeß ist, der sich am Metasoma abspielt und daher unter den Begriff der Deutometamerie einzuordnen ist. Die Verhältnisse bei Acrania müssen, wenn man diese Deutung akzeptiert, durch Assimilation der Myomerie an das Coelom erklärt werden.

Der Kiemendarm ist zweifellos ein altes Deuterostomiererbe. Er zeigt primär offensichtlich keine segmentale Ordnung. Die branchiomere Gliederung entsteht früh bei Stammformen der Chordaten im ventro-cranialen Körperbereich und greift nach kaudal in das Rumpfgebiet über. Hierbei kommt es zu Umbildungen und Störungen der Myomerie. Wir hätten es nach dieser gut begründeten Auffassung bei Myomerie und Branchiomerie der Wirbeltiere also mit zwei sekundären Prozessen zu tun, die sich an zwei verschiedenen Organsystemen abspielen und nicht mit der Archimetamerie in Beziehung gebracht werden dürfen. Inwieweit Korrelationen zwischen beiden Phänomenen auftreten, wird in der Folge zu untersuchen sein. Das Coelom der Wirbeltiere ist Metasomcoelom.

Inwieweit sich bei Acrania und Wirbeltieren noch Reste der vorderen Archimeren (Axocoel, Hydrocoel) nachweisen lassen, ist umstritten. Suchen wir nach derartigen Resten, so ist zu beachten, daß das Axocoel dem Coelom des vordersten Körperabschnittes (Protocoel van Wijhe 1906) entspricht und daher im präoralen Bereich gesucht werden muß. Folgerichtig homologisiert van Wijhe das Protocoel mit der Prämandibularhöhle, die Mutterboden für die Oculomotoriusmuskulatur ist. Die Tatsache, daß in der Querkommissur der Prämandibularhöhlen vorübergehend der unpaare Charakter dieser Bildung deutlich wird (Abb. 2), kann als Argument für die Homologie mit dem Axocoel beigebracht werden. Diese Auffassung räumt dem Myotom der Prämandibularhöhle als archimerer Bildung eine Sonderstellung gegenüber den Somiten ein, eine Meinung, die um so mehr Beachtung verdient, als sie von einem Vertreter jener Kopf-

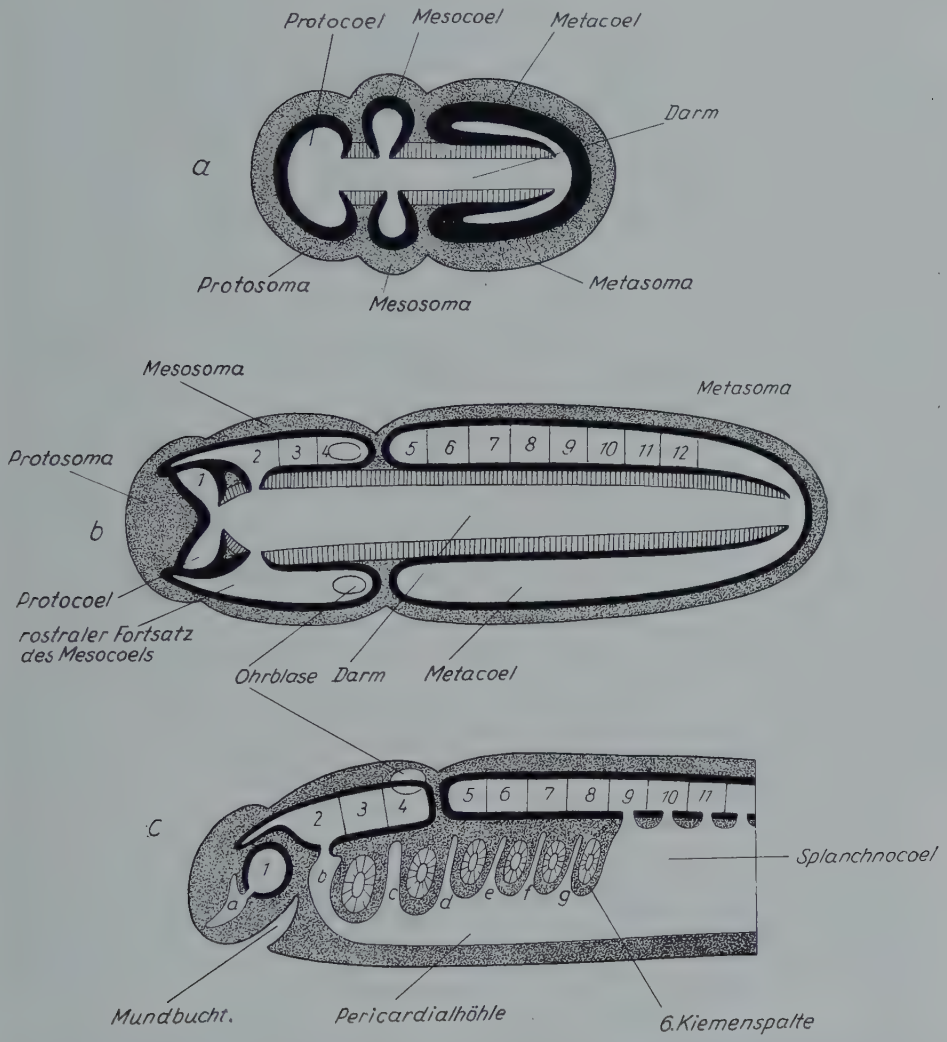


Abb. 2. Entstehung der Kopfmetamerie nach VAN WIJHE (1906). *a*) Schema der Mesodermgliederung (Coelomabschnitte) bei *Batanoglossus*. *b*) Schema eines Wirbeltierembryos (Frontalschnitt). Links (in Abb. unten) ist die Archimetamerieglieder angegeben. Die Ziffern bezeichnen VAN WIJHES Somite. *c*) Wirbeltierembryo, Vorderende Sagittalschnitt. *a*: Splanchnocoel des Protosoma, *b*: Mandibularhöhle, *c*: Hyoidhöhle, *d—g*: *Coelomabschnitte der Kiemenbögen*

theorie stammt (VAN WIJHE), die ein recht extremes Metamerieschema auf den Wirbeltierkopf anwendet. Die folgenden Kopfhöhlen (Mandibular- und Hyoidhöhle, IV- und VI-Muskulatur) sind nach VAN WIJHE Reste des Mesocoels. Diese Auffassung sei als Beispiel eines Deutungsversuches erwähnt. Ein überzeugender Beweis für die Hypothese ist bisher kaum zu erbringen.

2. Kopftheorien

Die vorgebrachten Tatsachen zeigen, daß die Segmentierungsprozesse am Wirbeltierkörper im wesentlichen nichts mit den Archimetameren zu tun haben und daß die segmentale Organisation des Wirbeltierrumpfes sich am Metasoma als sekundäres Phänomen abspielt. Unabhängig davon wurde ein umfassendes Hypothesengebäude errichtet, das die Organisation des Wirbeltierkopfes aus dem Bauschema des Rumpfes ableitet und ein echtes Metamerieschema zur Erklärung der Organisation von Kopf und Rumpf bei Wirbeltieren heranzieht. Wir können also zwei Gruppen von Kopftheorien unterscheiden: 1. Der Wirbeltierkörper besteht aus morphologischen Bausteinen, die einander serial homolog sind. In den verschiedenen Körperregionen können diese Baueinheiten durch Spezialisation und Reduktion abgeändert sein (Metamorphose). Grundsätzlich ist der Bau des gesamten Körpers auf ein Metamerieprinzip zurückzuführen. Diese Hypothesen finden ihren deutlichsten Ausdruck in jener Auffassung, die die Körperbildung aus einem Sprossungsvorgang ableitet. 2. Das Vorderende eines bilateralen Organismus ist durch die Lage der Mundöffnung, der großen Fernsinnesorgane und der zugehörigen Nervenzentren gekennzeichnet. Seriale Gliederung am Körper ist der Ausdruck funktioneller Anpassung und findet sich an verschiedenartigen Organen und Organsystemen. Sie ist nicht der Ausdruck eines übergeordneten Metamerieprinzips, sondern ist die Folge verschiedener Segmentationsprozesse. Die Organisation des Kopfes ist aus der speziellen Differenzierung des vorderen Körperendes zu erklären. Die Segmentationserscheinungen an den verschiedenen Organsystemen sind sorgfältig zu analysieren. Dabei bleibt zu prüfen, inwieweit Korrelationen oder gegebenenfalls auch Homologien nachweisbar sind.

3. Die Lehre von der Metamerie des Wirbeltierkopfes

Historisch gesehen, kann die Metamerielehre eine gewisse Priorität beanspruchen, da die Kopftheorien aus der Wirbeltheorie des Schädels entwickelt wurden. Der geschichtliche Weg dieser Theorienbildung ist mehrfach geschildert worden. Ich fasse mich kurz, da aus neuer Zeit mehrere Darstellungen vorliegen (A. Kühn 1950, R. Peyer 1949, D. Starck 1944, O. Veit 1947).

Die von Goethe und Oken begründete Schädeltheorie versucht, den Bau des Kopfskelettes auf Bauelemente des Rumpfes zurückzuführen und den Aufbau des Schädels aus metamorphosierten Einzelwirbeln nachzuweisen. Diese klassische Form der Lehre erlitt die schwersten Erschütterungen durch die beginnende embryologische Forschung. Die Erkenntnis, daß die beobachteten Teilstücke des Schädels den Ossifikationsherden entsprechen und daß diesem Knochenstadium ein offenbar homogenes ungegliedertes Knorpelcranium ontogenetisch vorausgeht, veranlaßten bereits C. Vogt (1842) zu der Aussage, daß, abgesehen von der Hinterhauptregion, kein Schädelwirbel existiert. Auch die Entdeckung der verschiedenen Entstehungsweise von Deck- und Ersatzknochen führte zu unüberwindbaren Schwierigkeiten für die Theorie. C. B. Reichert (1838) hatte bereits darauf hingewiesen, daß die Homologisierung von knorplig vorgebildeten

Knochen mit bindegewebig vorgebildeten Knochen unzulässig sei. Th. H. Huxley (1858/59) faßte alle Einwände zusammen und legt dar, daß man bei der Beurteilung des Schädels vom Chondrocranium auszugehen habe und auch das Cranium der Knorpelfische beachten muß. Dieses zeigt keine Wirbelgliederung. Visceralbogen und Kopfnerven sind zu berücksichtigen, wenn man den Bautyp des Craniums klären will.

Während bis zu diesem Zeitpunkt die Deutung des Schädels im Mittelpunkt der Diskussion stand, erfährt in der Folgezeit die Problematik eine Ausweitung zum Kopfproblem. Die aufblühende embryologische Forschung einerseits, die neu erarbeitete Materialfülle der vergleichenden Anatomie andererseits festigten die reale Befundbasis. Schließlich war die bewußte Konzeption des Evolutionsgedankens seit der Mitte des 19. Jahrhunderts nicht ohne Einfluß, wenn auch zu beobachten ist, daß im Grunde genommen sich noch häufig, so insbesondere bei Gegenbaur, unter descendenz-theoretischer Formulierung die Denkweise der idealistischen Morphologie verbirgt.

Gegenbaur (1871/72) sucht, ausgehend vom Schädel der erwachsenen Elasmobranchier, im Chondrocranium eine Gliederung nachzuweisen. Diese findet er zunächst darin, daß der hintere Abschnitt der Schädelbasis noch Chorda dorsalis umschließt. So müssen vertebraler und prävertebraler Schädelabschnitt unterschieden werden. Die Visceralbogen werden als Homologa der Rippen gedeutet. Sie sollen sich im Zusammenhang mit dem Funktionswandel von den zugehörigen Wirbeln gelöst haben. Folgerichtig werden die Branchialnerven mit den Spinalnerven als serial homolog erachtet. Der prävertebrale Schädelteil ist eine Neubildung, entstanden im Zusammenhang mit der Ausbildung des Riechorganes und des Auges. Gegenbaurs Theorie ist eine modifizierte Wirbeltheorie. Die Kopfwirbel sind nur indirekt aus der Anordnung der Nerven und der Visceralbogen erschließbar. Der Nachweis echter Wirbelanlagen, allerdings nur in der Hinterhauptsregion, gelang Stöhr (1880/82) an Amphibien und Knochenfischen und Froriep (1882/83) an Amnioten.

Die große Bedeutung der morphologischen Beurteilung des Kopfnervensystems wird unten zu erörtern sein. Hier sei darauf hingewiesen, daß bereits in der Frühzeit der Forschung der Versuch gemacht wurde, Befunde am Nervensystem als Argumente für die Wirbeltheorie heranzuziehen. So erklärt Georg Büchner (1836) in seiner Züricher Antrittsvorlesung: „das Hirn ist ein metamorphosiertes Rückenmark und die Hirnnerven sind Spinalnerven" (zitiert nach A. Kühn 1950), eine Auffassung, deren Auswirken noch im heutigen Schrifttum spürbar ist.

In die gleiche Zeitperiode, in der Gegenbaur die grundlegenden vergleichend anatomischen Arbeiten schuf, fallen die ersten Untersuchungen der Frühphasen der Kopfentwicklung an Selachiern. Balfour (1878) stellte fest, daß das Mesoderm im Kopfgebiet einheitlich angelegt und dann durch die Kiemenspalten in Teilabschnitte zerlegt wird. Diese Teilbezirke werden als Kopfhöhlen bezeichnet und den Somiten des Rumpfgebietes gleichgesetzt. Sie sollen eindeutige Beziehungen zu den Branchialbogen und den Kopfnerven haben. Aus den Kopfhöhlen entwickeln sich die Augenmuskeln (Balfour, Marshall). Mit diesen

Arbeiten wird insofern eine neue Phase in der Forschungsgeschichte eröffnet, als nunmehr die Frage nach dem Aufbau des Kopfskelettes ganz in den Hintergrund tritt und die Gliederung des Kopfmesoderms in den Mittelpunkt gestellt wird. Aus der Schädeltheorie ist das Kopfproblem entstanden. Der bedeutendste Beitrag in dieser Phase ist zweifellos VAN WIJHE (1882, Neudruck 1915) zu verdanken.

VAN WIJHE glaubte, zeigen zu können, daß im Kopfgebiet wie im Rumpfbereich Somite und Seitenplatten gebildet würden. Im Gegensatz zu BALFOUR zeigt VAN WIJHE, daß das durch die Visceralspalten zerlegte Mesoderm zum Coelom gehört. Die Kopfsomiten liegen hingegen über den Kiementaschen und setzen die Reihe der Rumpfsomite fort. Die Kopfhöhlen werden vom Entoderm, nicht wie BALFOUR meint, vom Coelom abgeschnürt. Sie werden zunächst als Somite gedeutet. Die Sonderstellung der Prämandibularhöhle hat VAN WIJHE später hervorgehoben. Neu ist die Auffassung, daß die Hirnnerven III, IV, VI und XII als ventrale Wurzeln gedeutet werden, die nur somatische Muskulatur innervieren. So ergibt sich für VAN WIJHE folgendes Schema:

Tabelle 1

Kopfsegmente bei Selachiern nach						
J. W. VAN WIJHE (1883)				GOODRICH (1911,18) DE BEER (1937)		
Somiten-Muskel	ventrale Nerven-wurzel	dorsale Nerven-wurzel	Segment	dorsale Nerven-wurzel	ventrale Nerven-wurzel	Somiten-Muskel
M. rectus sup., med., inf., obliq. inf.	N. III	V_1 ophth. pr.	1	V_1	N. III.	M. rect. sup., med., inf., obliq. inf.
M. obl. sup.	N. IV	V_2, V_3	2	V_2, V_3	N. IV	M. obl. sup.
M. rect. lat.	N. VI.	VII/VIII	3	VII	N. IV.	M. rect. lat.
—	—	VII/VIII	4	IX	—	—
—	—	IX	5	X_1	—	—
—	(XII)	X	6	X_2	XII	1. Myotom
Muskulatur	XII	X	7	X_3	XII	2. My.
zwischen	XII	X	8	X_4	XII	3. My.
Schädel u. Schultergürtel, M. sternohy.	XII	X	9	dors. XII	XII	4. My.

Grundsätzlich ergeben die embryologischen Befunde eine Bestätigung der Theorie von GEGENBAUR. Kopf und Rumpf zeigen eine metamere Gliederung, die aufeinander beziehbar ist. Die Branchiomerie und die Myomerie sind Ausdruck des gleichen Grundprinzips, einer metameren Körpergliederung.

Im Kopfbereich sind 9 Metameren zu unterscheiden. Die Hirnnerven sind teils als dorsale, teils als ventrale Spinalnervenwurzeln diesen Segmenten zuzuordnen (s. Tabelle 1).

Der Theorie von VAN WIJHE war, wenngleich sich früh bereits Widerspruch regte und eine Anzahl von Tatsachen sich nicht einordnen ließ, ein bedeutender Erfolg beschieden. Dies mag einmal daran liegen, daß sie zur Stütze der GEGENBAURschen Auffassung herangezogen wurde, daß sie andererseits Kopf- und Rumpforganisation nach dem gleichen Grundprinzip erklärte und damit dem schematisierenden Ordnungsdenken entgegenkam. So hat sie sich bis heute in dem oft reproduzierten Metamerieschema des Selachierkopfes von GOODRICH (1918) in der Lehrbuchliteratur erhalten. Im 20. Jahrhundert haben vor allem DAMAS, DE BEER, GOODRICH, HATSCHEK, KOLTZOFF, SEWERZOFF, YOUNG diese Lehre in mehr oder weniger modifizierter Form vertreten.

4. Die Weiterentwicklung der Metamerielehre und ihre Kritiker

Bereits 1888 weist KASTSCHENKO darauf hin, daß die vorderen Kopfsomite der Elasmobranchier (VAN WIJHE) den echten Ursegmenten nicht gleichwertig sind und daß der vordere Kopfmesoblast nicht segmentiert ist. Eine segmentale Gliederung kann sekundär durch den Einfluß von Nachbarorganen vorgetäuscht werden. Auch RABL (1889) leugnet eine Metamerie des Vorderkopfes. Nach RABL ist der vorderste Kopfsomit der 5. Somit VAN WIJHEs, der in der Ohrregion liegt. Nur im Bereich des Hinterkopfes findet dieser Autor den Rumpfsomiten vergleichbare Bildungen. Die Kopfnerven V und VII/VIII gehören primär zum unsegmentierten Vorderkopfgebiet. Die Augenmuskelnerven sind wahrscheinlich visceromotorisch und gehören dem Trigeminusgebiet zu. Am schärfsten jedoch hat AHLBORN (1884) jegliche Korrelation zwischen Myomerie und Branchiomerie abgelehnt und die segmentalen Erscheinungen an Kiemendarm und Rumpfwandmuskulatur als unabhängig voneinander gedeutet. Es soll nicht übersehen werden, daß die Forscher, die eine Mesodermgliederung im Bereich des Vorderkopfes annehmen, sich über die Zahl der Kopfsegmente nicht einigen konnten, selbst wenn sie die gleichen Arten untersuchten. DOHRN, KILLIAN und ZIMMERMANN fanden 20 und mehr Kopfsomite. Es wiederholt sich also nun auf neuem Niveau die gleiche Diskussion, die zur Zeit von OKEN und CARUS um die Zahl der Kopfwirbel im Gange war. An Widerspruch gegen die Metamerenlehre hat es also von Anfang an nicht gefehlt (Abb. 3).

Parallel mit dem Ausbau der embryologischen Befunde gingen die vergleichend anatomischen Untersuchungen, die in FÜRBRINGERS Arbeit (1897) einen gewissen Abschluß dieser Forschungsphase bringen und die Ergebnisse im Sinne der Grundauffassung von GEGENBAUR und VAN WIJHE zusammenfassen. Bekanntlich unterscheidet FÜRBRINGER drei Etappen der Evolution des Wirbeltierkopfes. Der primäre Zustand findet sich noch bei Cyclostomen. Das Cranium endet hinten mit dem Vagusgebiet, eine Occipitalregion fehlt. Ein derartiges Paläocranium zeigt keine Wirbelgliederung; seine metamere Gliederung ist aber

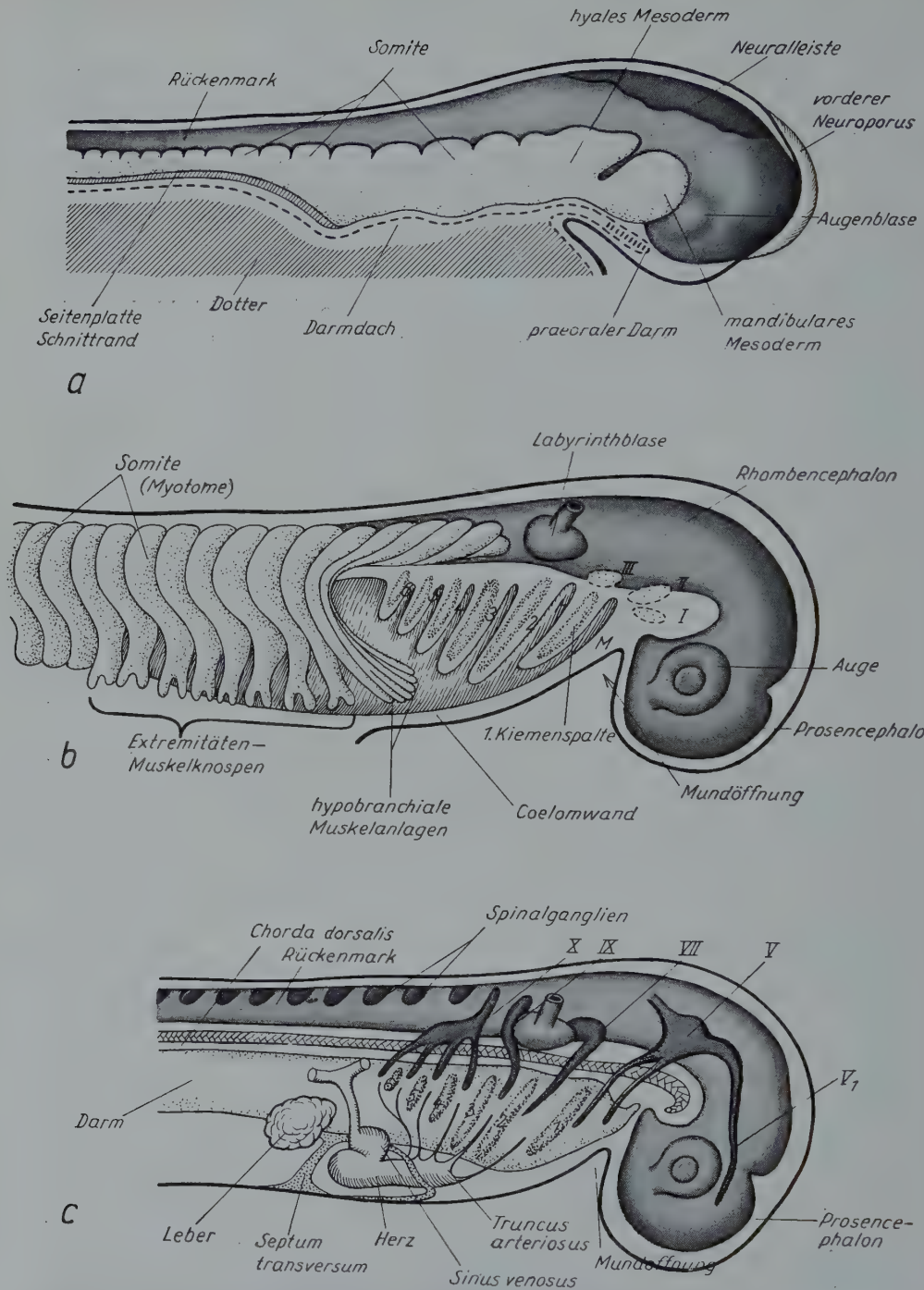


Abb. 3. Kopfentwicklung von *Squalus acanthias* (Schema, unter Benutzung von Abbildungen von Braus, Romer, Scammon). *a*) Frühstadium, Mesodermgliederung. *b*) Muskulatur, Coelom, Kiemendarm (Neuralleiste, Ganglien und Chorda nicht berücksichtigt). *c*) Darm, Nerven, Gefäße. *M*: Mandibularbogen, *H*: Hyalbogen, 1—6: Kiemenspalten. I—III: Augenmuskelanlagen („Kopfsomite")

indirekt aus Visceralbogen, Nerven und Kopfsomiten ablesbar. An dieses Paläocranium gliedert sich bei Selachiern, Dipnoern und Amphibien ein Rumpfabschnitt als Occipitalregion an, wie am Auftreten von Occipitalnerven und von occipitalen Wirbelanlagen erkannt werden kann. Ein derartiges Cranium ist ein protometameres Neocranium. Bei Ganoiden, Knochenfischen und Amnioten soll im weiteren Assimilationsprozeß Rumpfmaterial dem Schädel angegliedert worden sein. Die zugehörigen Nerven werden als occipitospinale Nerven bezeichnet. Sie kennzeichnen das auximetamere Neocranium. Die Gruppe der occipitalen und der occipitospinalen Nerven wird unter der Bezeichnung spinooccipitale Nerven zusammengefaßt. Die Schwäche dieser Auffassung liegt vor allem darin, daß ein klar definierter und überzeugender Unterschied zwischen occipitalen und occipitospinalen Nerven nicht bekannt ist. Diese und ähnliche Schwierigkeiten veranlaßten GOODRICH (1911, 1918) und DE BEER (1937), die Theorie von FÜRBRINGER zu verwerfen und zu der Auffassung von BALFOUR und VAN WIJHE zurückzukehren.

Sicher ist, daß die Ausbildung einer Hinterhauptsregion auf die Angliederung von segmental gegliedertem Rumpfmaterial zurückgeht und daß bei verschiedenen Formen, selbst bei Elasmobranchiern schon die craniovertebrale Grenze sehr verschieden ausgebildet sein kann. Die Zahl der angegliederten Occipitalsegmente kann sehr different sein. Körperform und Lebensweise spielen hierbei zweifellos eine entscheidende Rolle. Die Wellenbrecherfunktion des vorderen Körperendes bei aktiven Schwimmern, die Ausbildung der Kopfgelenke bei benthonischen Formen (Batoidei) sind ebenso von Bedeutung wie die Reduktion des Branchialapparates und die Herausbildung einer Halsregion bei Landwirbeltieren. Die Vorstellung, daß der Prozeß der Bildung einer Hinterhauptsregion in zwei scharf abgrenzbaren Phasen verlaufen ist, hat sich nicht sichern lassen. Offenbar ist das Geschehen während der Phylogenese viel fließender, als die bekannten Schemata erkennen lassen und zeigt große gruppen- und artspezifische Unterschiede.

Den segmentalen Aufbau der Hinterhauptsregion bei Dipnoern und Urodelen hat in jüngster Zeit H. FOX (1959, 1960, 1961) untersucht und die Differenzen geschildert. Der Nachweis eines N. hypoglossus bei Urodela (*Megalobatrachus, Hynobius,* individuell bei *Salamandra*), denen dieser Nerv in der Regel abgesprochen wurde, ist gelungen (Abb. 4). Der gleiche Autor glaubt, eine enge Korrelation in numerischer und topografischer Beziehung zwischen den Nephrostomen des Pronephros und den Spinalnerven bei Urodelen und *Neoceratodus* nachweisen zu können. So hat *Megalobatrachus* fünf Pronephroskanäle, die den Spinalnerven I bis V (Segmenten 7–11) entsprechen sollen. Die Korrelation zwischen Spinalnerven und Vorniere wird allerdings schnell verwischt.

Die Bedeutung der Zuordnung der Nephridialorgane zum myomeren Körperabschnitt kann nicht übersehen werden. Entsprechende Bildungen fehlen bei Wirbeltieren in der Branchialregion. Hingegen besitzt *Branchiostoma* bekanntlich eine enge Koppelung seiner „Protonephridien" an die Branchialregion. Bei Acraniern fehlen Exkretionsorgane im myomeren Körperabschnitt. Eine Homologie der Exkretionsorgane von *Branchiostoma* mit der Vorniere der Wirbeltiere

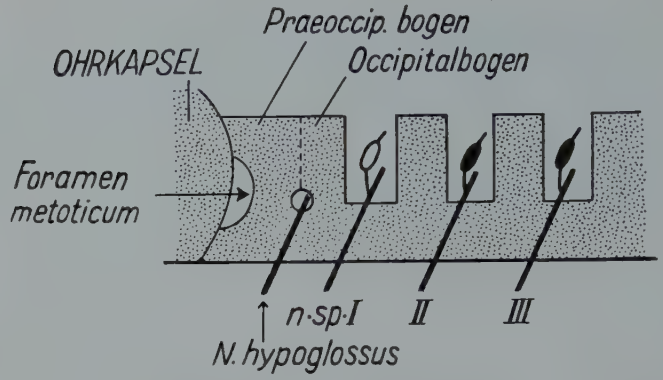


Abb. 4. Die Nerven der Occipitalregion von *Megalobatrachus japonicus* (nach H. Fox 1954)

Tabelle 2
Kopfsegmente (nach H. Fox 1961)

Neoceratodus	Kopf-segmente	metotische Segmente	*Urodela*	
	1	—		
	2	—		
	3	—		
Ohrkapsel				Kopf
ohne Myotome	4	I		
	5	II	**Präoccip. Bgn.** (rudimentär)	
Hypogl. 1	6	III	Hypogl. (*Hynobius*) **Occip. Bgn.**	
Hypogl. 2	7	IV	N. spin. 1 **Neuralbogen 1**	
Hypogl. 3 **Occipitalbogen**	8	V	N. spin. 2 **Neuralbogen 2**	Kopf
N. occip. spin. 1 **Occip. Spinalbogen I**	9	VI	N. spin. 3 **Neuralbogen 3**	
N. occip. spin. 2 **Occip. Spinalbogen II**	10	VII	N. spin. 4 **Neuralbogen 4**	
N. spin. 1 **Neuralbogen 1**	11	VIII	N. spin. 5 **Neuralbogen 5**	
N. spin. 2 **Neuralbogen 2**	12	IX	N. spin. 6 **Neuralbogen 6**	

scheint wenig begründet, da vermittelnde Übergangsformen zwischen beiden Organtypen völlig fehlen.

5. Paläontologische Befunde und ihre Bedeutung für das Kopfproblem

Durch die epochemachenden Arbeiten der schwedischen Schule (STENSIÖ 1927, 1932, 1958), insbesondere durch die Einführung neuer subtiler Präparationsmethoden sind unsere Kenntnisse über die fossilen Agnatha außerordentlich vermehrt worden. Diese Arbeiten erbrachten den Nachweis, daß die Ostracodermen gepanzerte agnathe Wirbeltiere sind, die den rezenten Cyclostomen verwandt sind. Ein Vergleich der Cephalaspiden mit den Petromyzonten ergibt ähnliches Verhalten in folgenden Merkmalen: Vorkommen von nur 2 Bogengängen, Form und Struktur des Hirnes, Sackform der Kiemen, Aufbau des Kopfskelettes, Ausdehnung des Kopfskelettes und Verbindung zwischen Hypophyse und Riechsack. Schließlich sind die vorderen Visceralbogen nicht zu Kiefern umgebildet. Der wesentliche Unterschied der fossilen und rezenten Formen besteht in dem Vorkommen von Knochengewebe bei den Ostracodermen (im Exo- und Endoskelett) und in der Ausdehnung des Kiemenapparates nach rostral. So mußte eine Analyse der Branchialregion dieser Formen von größter Bedeutung sein. Die Arbeiten von STENSIÖ ergaben folgendes: Die Cephalaspidomorphen besitzen zehn Interbranchialleisten, die den Visceralbogen 2 bis 11 entsprechen, und elf Visceraltaschen. Vor der ersten Interbranchialleiste, die dem Mandibularbogen entspricht, ist eine Prämandibularleiste (crista praebranchialis = Präbranchialbogen) ausgebildet. Zwischen Prämandibularbogen und Mandibularbogen liegt die präspiraculäre (prämandibuläre) Visceraltasche. Der prämandibuläre Bogen soll an seiner Rückseite bereits eine Hemibranchie tragen. Der Mandibularbogen trägt einen Velarapparat. Diese Deutung stützt sich auf eine Analyse des Kopfnervensystem, das aus den Kanälen im Cranium nach Serienschliffen rekonstruiert wurde. Es ist einleuchtend, daß diese Befunde für die Beurteilung des serialen Aufbaues der Branchialregion bei Vertebraten im allgemeinen von größter Bedeutung sind und für die Wertung des Kopfnervensystems mit herangezogen werden müssen. Die Identifizierung der Kopfnerven geht zweckmäßigerweise von den Beziehungen zur Labyrinthregion aus. So deutet STENSIÖ den Nerven, der als erster die Ohrregion passiert, als Facialis. Als Nerv des Prämandibularbogens wird der N. V$_1$ ophthalmicus (ventraler Ast) angenommen. Über den Aufbau der Leibeswand und ihrer Muskulatur im craniovertebralen Grenzgebiet lassen sich wenig exakte Angaben machen. Die zweifellos sehr viel spezialisierteren Heterostraci besaßen eine ausgedehnte Occipitalregion mit durchschnittlich sechs spinooccipitalen Segmenten.

Alle gut bekannten Ostracodermen zeigen trotz ihres primitiven Organisationsniveaus so zahlreiche Spezialisierungen, daß sie nicht als Stammformen der höheren Wirbeltiere in Frage kommen. ROMER weist in diesem Zusammenhang vor allem auf die hochspezialisierte Monorhinie hin. Auch die große Formenaufsplitterung der Gruppe im ganzen spricht dafür, daß wir es mit bereits relativ weit spezialisierten Abkömmlingen der ancestralen Wirbeltiere zu tun haben.

Gegen die hypothetischen Deutungen von STENSIÖ sind, bei aller Anerkennung für seine hervorragenden Befunde, mehrfach Bedenken geäußert worden. Insbesondere ist die Frage des Vorkommens einer prämandibulären Visceraltasche bei Cephalaspiden nicht unbestritten geblieben. Während WATSON und ihm folgend auch ROMER sogar zwei präspiraculäre Taschen annehmen, haben DAMAS (1954) und LINDSTRÖM (1949) das Vorkommen eines prämandibulären Visceralbogens und präspiraculärer Visceraltaschen bestritten. DAMAS deutet den N. trigeminus als somatischen Nerven des vorderen Kopfgebietes und meint, daß nie eine Visceraltasche vor der Hyomandibulartasche vorkommt. Der erste Branchialnerv sei stets der N. VII. STENSIÖs Präspiraculartasche ist nach DAMAS der Raum des Velums und gehört zum Stomodaeum. Damit ist die Zuordnung zum Kiemendarm ausgeschlossen. Das Gefäßmuster des Kopfes der Cephalaspiden ist derart abweichend, daß sich keine Brücke zu den Zuständen bei rezenten Wirbeltieren schlagen läßt. Im Gegensatz zu STENSIÖ, der eine vollkommene Übereinstimmung zwischen Branchiomerie, Vasomerie und Neuromerie am Kopf der Cephalaspiden findet, meint DAMAS, daß die rezenten Cyclostomen und Gnathostomen eine von den Cephalaspiden abweichende Kopforganisation zeigen. Nach seiner Deutung sind die Cephalaspiden keinesfalls Vertebraten mit einer primitiven Metamerie. Das wesentliche Kennzeichen der Ostracodermen ist nach DAMAS die starke Vorverlagerung des Branchialapparates, der bis vor das Rostralende des Gehirns reicht. Dies ist eine sekundäre Spezialisation. Im Anschluß an ALLIS (1931) hat LINDSTRÖM (1949) vor allem auf Schwierigkeiten in der Deutung der Nervenrekonstruktionen von STENSIÖ hingewiesen. Der als N. V_1 gedeutete Nerv bei *Cephalaspis* läuft unter dem Opticus. Der echte Ophthalmicus profundus müßte über dem Auge liegen. Nimmt man diese Deutung an, so ergeben sich jedoch neue Schwierigkeiten in der Deutung, da nunmehr alle Branchialnerven gegenüber der Zählung von STENSIÖ um eine Rangnummer vorrücken würden. Das würde bedeuten, daß der Facialis die Orbita passieren müßte. Diese Schwierigkeit wird vielleicht durch die Verlagerung des Kiemenkorbes nach rostral erklärbar. Immerhin sei bedacht, daß auch STENSIÖ seine Ausdeutung als Hypothese wertet und die Argumente sehr sorgfältig abwägt. Die überaus großen präparatorischen Schwierigkeiten der relativ kleinen Objekte und die Tatsache, daß die Verlaufsstrecken der Nerven nur streckenweise indirekt aus den Kanälen, deren Inhalt naturgemäß fehlt, erschlossen werden, mahnen zur Zurückhaltung in der Deutung.

Von grundsätzlicher Bedeutung ist eine zweite Gruppe von paläontologischen Befunden für die Deutung der Branchialregion, die WATSON (1937) zu verdanken ist. Es handelt sich um den Übergang vom agnathen zum gnathostomen Zustand. WATSON fand bei Acanthodiern, daß der erste Visceralbogen als Kieferbogen differenziert ist, daß aber der Hyalbogen noch nicht als Kieferträger funktioniert, sondern als typischer Branchialbogen ausgebildet ist. Bei *Mesacanthus* und *Climatius* trägt der Kieferbogen noch ein mandibuläres Operculum. An Stelle des Spiraculums ist ein durchgehende Kiemenspalte vorhanden. Auch wenn man den Acanthodiern nicht die Stellung einer Schlüsselgruppe

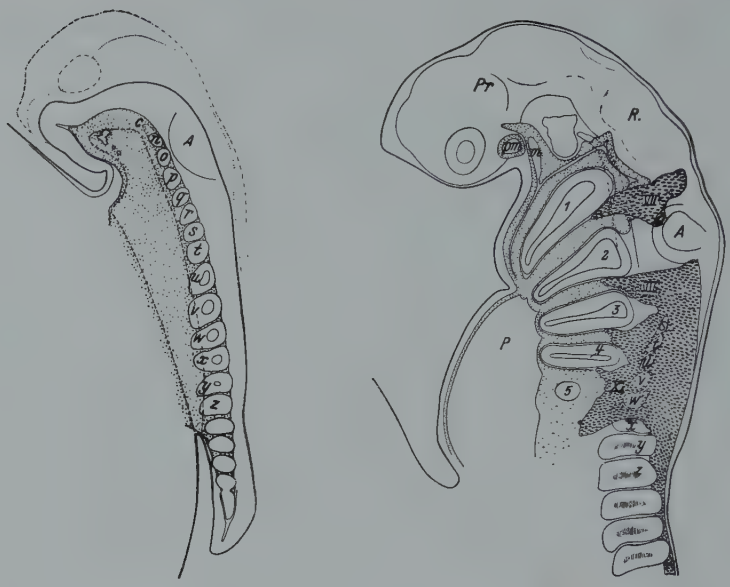
einräumt (Lehman, Holmgren), so ist doch der Nachweis des aphetohyalen Zustandes (freier Hyalbogen) von großer Bedeutung.

6. Die embryologisch begründete Kopftheorie von Froriep-Veit und die Ablehnung eines Metamerieschemas für das Gebiet vor der Occipitalregion

Ahlborn, Kastschenko, Rabl hatten bereits schwerwiegende Einwände gegen jene Theorien vorgebracht, die die Organisation des Wirbeltierkopfes aus dem Metamerieschema zu erklären suchten. Eine wesentliche Weiterentwicklung erfuhr diese Denkrichtung durch die Arbeiten von Froriep (1902) und Veit (1924, 1939, 1947). Die große Bedeutung dieser Untersuchungen liegt in der Tatsache, daß nunmehr die Notwendigkeit erkannt wird, das dynamische Geschehen im Entwicklungsablauf eingehend zu analysieren. Die Theorie wird nicht an den Beginn der Forschung gesetzt; sie ergibt sich durch nüchterne Überlegung aus den gefundenen Tatsachen. Die Arbeiten von Veit haben in doppelter Hinsicht zum Ausbau von Frorieps Lehre beigetragen. Dieser Autor versucht als erster, die Ergebnisse der neuen Entwicklungsphysiologie nutzbar zu machen, um das Kopfproblem zu fördern und unterzieht gleichzeitig den Komplex der Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie einer kritischen Überprüfung. Während in der vorausgehenden Periode vergleichend-anatomische und embryologische Richtung oft in einem scharfen Gegensatz standen — man denke an die Kontroversen von Gegenbaur, Fürbringer gegen A. Dohrn, Rabl —, kommt es jetzt zu einer Überwindung dieser Differenzen.

Frorieps Auffassung läßt sich in knapper Form folgendermaßen zusammenfassen. Untersucht wurden engseriierte Entwicklungsreihen von *Torpedo*. In sehr frühen Stadien (1,8 mm) (Abb. 5 a, b) reichen Chorda und Somitenreihe fast bis ans rostrale Körperende. Vor der Chordaspitze liegt ein kleiner Bezirk ungegliederten Mesoderms. Die Labyrinthanlagen sind gerade erkennbar und liegen weit vorne. „Das ganze Tier ist Wirbelsäule." Die eigentlichen Kopforgane, besonders Vorderhirn, Kiemendarm, Augen, Riechorgan fehlen noch. Ihre Entwicklung geht vom ungegliederten rostralen Bezirk aus. Sie entstehen also prächordal und präotisch. Die Massenentfaltung der Kopforgane erfolgt nach rostral, aber auch nach kaudal. Dabei kommt es zur Zersprengung von Gewebsmaterial und zur Auflösung von Somiten in Mesenchym. Die Entstehung des Vorderkopfes erfolgt im wesentlichen durch Neubildung. Die kennzeichnenden Organanlagen vereinigen sich mit Chorda und Resten der Somite zum Urkopf. Der ganze Vorderkopf ist von Anfang an nicht gegliedert wie der Rumpf, die Segmententheorie wird abgelehnt.

Besonders zu beachten sind folgende Feststellungen. Die Organanlagen haben keine starr fixierten Lagebeziehungen, daher ist es nicht möglich, eine absolut scharfe Kopfrumpfgrenze festzulegen oder ein stabiles Stadium als Kanon für die Festlegung der numerischen Verhältnisse an den Organanlagen anzuerkennen. Bei diesen Lageverschiebungen kommen schließlich Kiemenspalten unter intakte Somite zu liegen und täuschen das Bild einer Zuordnung von



5a 5b

Abb. 5. Kopfentwicklung bei *Torpedo ocellata* (nach FRORIEP 1902). *a*) Profilbild, drei Embryonen übereinander gezeichnet (1,8—2,0 und 2,2 mm Länge). Darmwand gestrichelt. *A*: Ohrplakode, *c*: vorderes Chordaende, *n—z*: Somite. *b*) Embryo 5 mm. *Pr*: Prosencephalon, *R*: Rhombencephalon, *p*: Perikard, *pm*: Praemandibularhöhle, *m*: Mandibularhöhle, 1—5: Visceraltaschen

Somiten zu Kiemenbogen vor. Ebensowenig lassen sich die frühembryonalen Somite in eine prä- und in eine postotische Gruppe einordnen. Dort, wo im Grenzbezirk der verschiedenen Umbauprozesse die Zersprengungen aufhören, wo Somite und Rumpfwandnerven in typischer Weise gebildet werden und erhalten bleiben, stabilisiert sich die Occipitalregion und die Kopfrumpfgrenze.

Die Forschungen von VEIT an *Lepisosteus* (1924) und *Petromyzon* (1939) ergaben eine vollständige Übereinstimmung mit FRORIEPs Befunden an Knorpelfischen und Amphibien. Die Ontogenese wird nun nicht mehr nur zur Erläuterung der Entstehung des Wirbeltierkopfes herangezogen. Sie erklärt die Phylogenese selbst aus den ontogenetischen Prozessen. Damit wird die Entstehung des Kopfes aus dem rostralen Körperende nicht auf hypothetische Ahnenformen zurückverlegt, sondern aus der Ontogenese selbst verständlich gemacht.

Neben diesen Gesichtspunkten, die zu einer neuen Bewertung ontogenetischer Prozesse führen, ergeben sich aber auch in der morphologischen Bewertung der Kopforgane Fortschritte, die im folgenden kurz erörtert werden sollen. Wir beschränken uns auf jene Gebilde, die als Indikatoren einer mehr oder weniger verkappten Kopfmetamerie Argumente für die älteren Morphologen liefern mußten, d. h. auf Kopfhöhlen, Kopfnervensystem und Kiemendarm. Die entscheidende Grundfrage bleibt, wie Branchiomerie und Myomerie in ihrer Beziehung zueinander bewertet werden müssen.

7. Die Kopfhöhlen

Als „Kopfhöhlen" bezeichnet man epithelial begrenzte, meist serial angeordnete Bläschen, die die äußeren Augenmuskeln bilden. Der zentrale Hohlraum kann unterdrückt sein. Sie sind Orte starker Mesenchymproliferation. Sie wurden durch BALFOUR (1877) entdeckt. MARSHALL (1881) beschrieb sie als Mutterboden der Augenmuskeln und setzte sie den Rumpfsomiten gleich. Im allgemeinen finden sich drei Paar Kopfhöhlen. Die Prämandibularhöhlen bilden die Ocu-

Tabelle 3

Alligator mississipiensis DAUD

I. Praemandibularhöhle	
III -Muskulatur	
M. rectus superior	Dorso-medialwand
M. rectus inferior und	
M. rectus medialis	Caudo-ventralwand medial von M. obl. inf.
M. obliquus inferior	Caudo-ventralwand unter und seitlich von M. rectus inf. + med.
II. Mandibularhöhle	
IV -Muskulatur	
M. obliquus superior	Rostro-dorsal der Praemandibularhöhle
III. Hyalhöhle (-Zellmasse)	
IV -Komplex	
M. rectus lateralis und	
M. retractor palpebr. sup.	Posterolateral
M. retractor bulbi und	
M. retractor membranae nictit.	Anteromedial

lomotoriusmuskulatur. Sie sind durch eine Querkommissur verbunden, die mit der dorsokaudalen Wand der RATHKEschen Tasche Kontakt hat und nach kaudal mit der prächordalen Platte zusammenhängt. Die Mandibularhöhle ist Mutterboden der IV-Muskulatur, die Hyalhöhle läßt die VI-Muskulatur aus sich hervorgehen. Über das Vorkommen von Kopfhöhlen in der Wirbeltierreihe informiert Tabelle 4.

Ein viertes, ganz rostral gelegenes Höhlenpaar, die vorderen Kopfhöhlen (PLATT, VAN WIJHE), kommt nur bei Squaliden vor und wird gewöhnlich mit dem Adhäsivorgan der Knochenganoiden homologisiert. Diese Homologie ist

Tabelle 4. Kopfhöhle bei Wirbeltieren
(Nach B. Wedin 1955 ergänzt)

		vordere Kopfh.	Prämand. Höhle	Mandib. Höhle	Hyal-H.
Cyclostomata	Petromyzon fluviatilis	—	+	+	?
Chondrichthyes	Heterodontus japonicus	—	(+)	+	+
	Squalus acanthias	+	+	+	+
	Etmopterus spinax	+	+	+	+
	Torpedo ocellata	+	+	+	+
Holostei	Lepsisosteus osseus	+	+	—	—
Teleostei	Salmo trutta	+	+	(+)	(+)
	( ) = solide Zellmassen				
Reptilia	Caretta imbricata	+	+	—	—
	Dermochelys coriacea	+	+	—	—
	Alligator mississippiensis	+	+	+	+
Aves	Ardea cinerea	+	+	+	+
	Phasianus colchicus	+	+	—	—
	Alca torda	+	+	—	—
	Melopsittacus undulatus	+	+	—	—
	Asio otus	+	+	—	—
	Riparia riparia	+	+	—	—
	Chelidon rustica	+	+	—	—
	Parus major	+	+	—	—
	Spermestes cucullatus	+	+	—	—
Mammalia	Didelphys virginiana	+	+	—	—
	Felis catus	+	+	—	—
	Homo	+	+	—	—

unwahrscheinlich, denn das Haftorgan entsteht aus dem präoralen Darm als Spezialorgan. Die Bedeutung der vorderen Kopfhöhlen ist noch völlig unbekannt.

Seit van Wijhe (1882) werden die Kopfhöhlen als Ausdruck einer Kopfmetamerie gedeutet. Froriep hatte 1902 bereits nachgewiesen, daß sie bei *Torpedo* nicht als metamere Gebilde entstehen. Die Homologie der Kopfhöhlen mit Somiten ist außerordentlich unsicher geworden, da Wedin bei jungen Entwicklungsstadien von *Etmopterus* gleichzeitig mit Somitenanlagen im vorderen Kopfmesoblasten mächtig ausgedehnte Mandibularhöhlen fand. Es sei in diesem Zusammenhang auch auf die verschiedene Topographie von Somiten und Kopf-

höhlen hingewiesen. Die Somite liegen lateral der Neuralleiste, während die Kopfhöhlen medial der Neuralleiste liegen. So gewinnt eine andere Theorie an Wahrscheinlichkeit. ADELMANN (1924) betrachtet die Kopfhöhlen als Ausdruck rapiden Wachstums des Kopfmesenchyms. Die Segmentation der Kopfhöhlen ist ein sekundäres Phänomen. Die Ausbildung der Kopfhöhlen geht dem starken Auswachsen der Augenanlagen nach lateral parallel. WEDIN hat die topographischen Beziehungen (Abb. 6, 7) bei Knorpelfischen, Knochenganoiden, Repti-

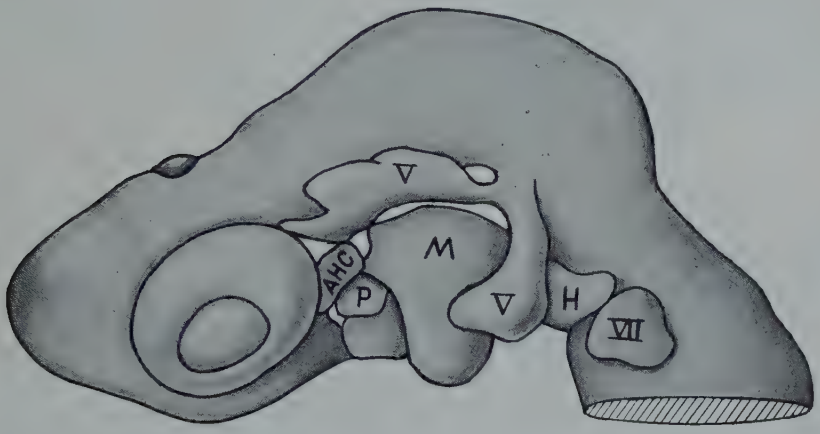


Abb. 6. *Etmopterus spinax* 6,5 mm Länge, Kopfhöhlen (nach WEDIN 1955). *AHC*: vordere Kopfhöhle, *H*: Hyalhöhle, *M*: Mandibularhöhle, *P*: Praemandibularhöhle

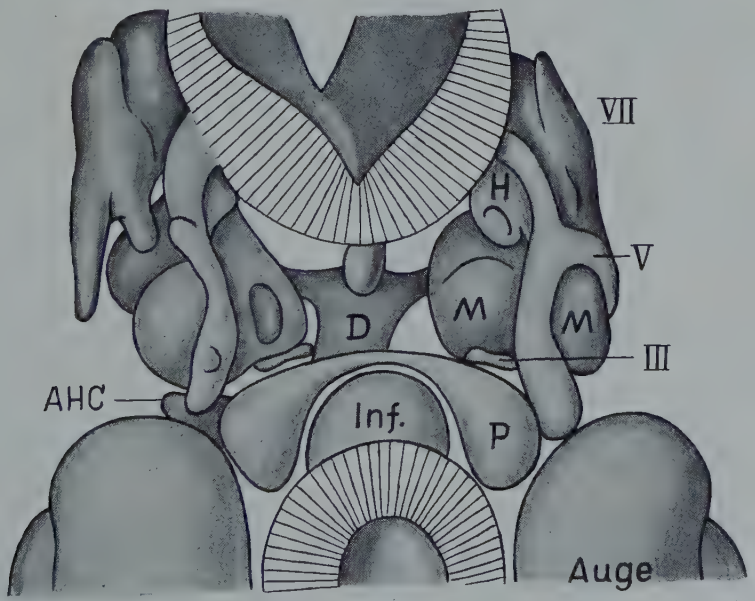


Abb. 7. *Squalus acanthias*-Embryo. Topographische Beziehungen der Kopfhöhlen und der Kopfganglien. *D*: Darm, *Inf*: Infundibulum, übrige Bezeichnungen wie Abb. 6

lien und Vögeln genauer analysiert und kommt zu der Schlußfolgerung, daß die Kopfhöhlen sich als Druckpolster in dem Raum zwischen Hirnanlage, Epidermis, Auge, Labyrinth und Kiemendarm ausdehnen und als Anpassungserscheinungen an die rasch wechselnden Massen- und Raumbedingungen aufzufassen sind. Besonders die Umgestaltungsvorgänge der Hirnknickungen spielen eine Rolle. Scheinbar als seriale Gliederung imponierende Erscheinungen sind die Folge der Aufspaltung in verschiedene Muskelgruppen.

Die funktionelle Deutung der Kopfhöhlen sagt selbstverständlich nichts aus über die Homologie. Es sei aber darauf hingewiesen, daß die Homologie der Kopfhöhlen mit Somiten gerade aus der Anordnung und der speziellen Wuchsart als epithelial begrenzte, blasige Hohlräume erschlossen wurde.

8. Kiemendarm

An Versuchen, die branchiomere Gliederung des Kiemendarmes auf die segmentalen Mesoblaststrukturen (Somite, Kopfhöhlen) zu beziehen, hat es nie gefehlt. Unter den hervorragenden Vertretern dieser Auffassung sind Damas, Goodrich, Hatschek, Koltzoff zu nennen. Gleichzeitig hat eine namhafte Zahl von Forschern keinerlei Beweis dafür finden können, daß die Branchiomerie Ausdruck einer echten Kopfmetamerie sei und daß Somiten- und Kiemendarmgliederung zur Deckung zu bringen sind (Ahlborn, Froriep, Kingsbury, Starck, Veit, Wedin). Besonders eingehend hat sich in letzter Zeit Wedin (1955) mit dieser Frage beschäftigt. Er weist darauf hin, daß der Befund von Damas der Koinzidenz von Kiemenspalten und Mesodermderivaten nur an einem einzigen *Petromyzon*-Stadium, das dazu noch relativ alt ist, zu beobachten sei. Wedin findet, daß bei *Petromyzon* die Visceraltaschen nicht in Höhe der Intersomitenspalten erscheinen. Die Bildung der Visceraltaschen erfolgt periodisch und nicht synchron mit der Somitenbildung. Findet sich eine Koinzidenz, so ist diese stets transitorisch und ist ein Ausdruck der Verschiebungs- und Gestaltwandelvorgänge, wie sie Froriep nachgewiesen hat. Eine echte numerische und topographische Relation zwischen Kiemendarmderivaten und Somiten besteht nicht. Die Bildung der Kiementaschen ist ein autonomer Prozeß, der von rostral nach kaudal vorschreitet (Abb. 8). Die Tendenz des Vorderdarmes zur Selbstdifferenzierung ist auch entwicklungsphysiologisch nachgewiesen (Holtfreter, Mangold, Hörstadius-Sellman, Raunich). Mangold hat gerade in Hinblick auf die Kephalogenese hervorgehoben, daß die „Ausbildung des visceralen Teiles des Kopfes vom Entoderm ausgeht" und daß primär an der Kopfbildung zwei Aktionssysteme beteiligt sind: 1. das Urdarmdach, das Hirn, Sinnesorgane und Kopfneuralleiste induziert und selbst Mesenchym, Stützgewebe und Muskulatur bildet und 2. das Kopfentoderm, das die Bildung des Branchialapparates induziert.

Wichtig scheint auch die Beobachtung, daß die kaudale Grenze des Kiemenkorbes zugleich die Grenze für das peripharyngeale Mesektoderm (Abb. 8, 9) und die rostrale Grenze für die Bildung von Pronephroskanälen ist. Wahrscheinlich muß das Zusammenfallen dieser Grenzen gleichfalls als Ausdruck abhängiger

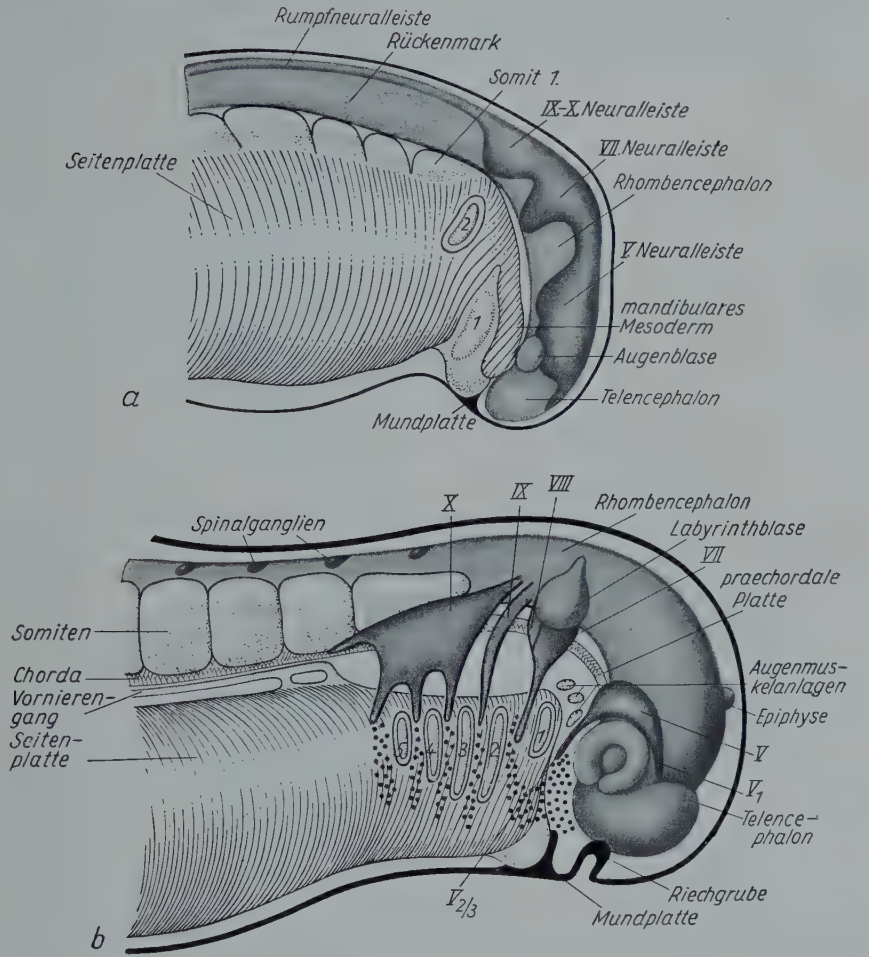


Abb. 8. Urodelenlarve (Axolotl). *a*) 2 Kiementaschen gebildet. Mesodermgliederung. Das mandibulare Mesoderm umwächst die erste Visceraltasche, die von vorneherein in nie unterbrochenem Kontakt mit der Epidermis steht. Gliederung der Neuralleiste. *b*) Ältere Urodelenlarve. Organisationsschema des vorderen Körperendes. Aus der Neuralleiste sind sensible Ganglien und Mesektoderm (schwarz punktiert) hervorgegangen

Entwicklung gedeutet werden. Dort, wo Mesektoderm vorkommt, gibt es keine Vorniere. Pronephrosbildung und Entstehung echter Somite fallen zusammen. So ist aus Beobachtung und Experiment eine gewisse Selbständigkeit von Branchialapparat und Leibeswandmuskulatur nachgewiesen.

9. Nervensystem

Bei der Analyse des Nervensystems stehen zwei Probleme im Vordergrund. Zunächst ist die Frage diskutiert worden, ob eine primäre seriale Gliederung am Zentralnervensystem vorkommt und wie sie gegebenenfalls zu beurteilen ist

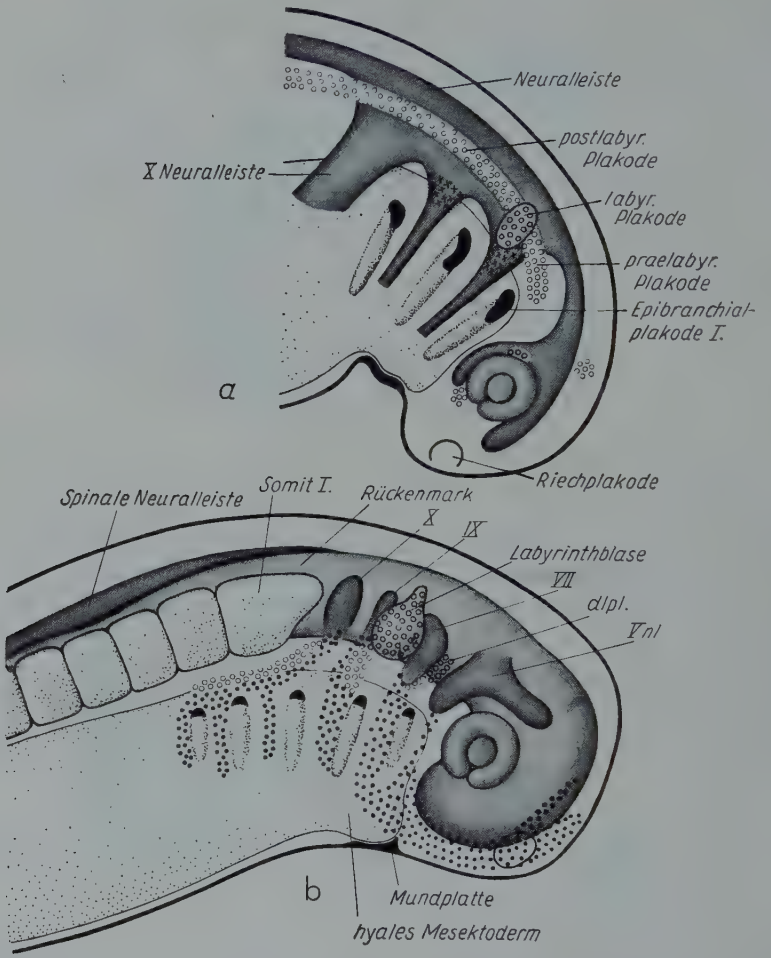


Abb. 9. *a*) Axolotllarve 3 mm. Kopfregion. Neuralleiste. Schwarz: Epibranchialplakoden Kreise: Plakoden des Octovolateralissystems, Ophthalmicusplakode. Gekreuzt: Ganglienbildende Bezirke in VII- und IX-Neuralleiste. *b*) Axolottlarve 5 mm (27 Somite). Die sensiblen Kopfganglien sind abgegrenzt. Schwarz punktiert: Mesektoderm (nach STARCK 1937)

(Neuromeren, Rhombomeren). Die zweite Frage betrifft Aufbau und Bewertung der Kopfnerven und deren Beziehung zu den Spinalnerven.

Die Frage der Reduktion von Visceraltaschen vor dem Mandibularbogen und zwischen Kiefer- und Hyalbogen berührt unsere Fragestellung nur indirekt. Mit Umbildungen im rostralen Bereich des Kiemendarmes kann in jedem Fall gerechnet werden, unabhängig davon, wie man die Fakten in eine Theorie einordnet. In diesem Zusammenhang sei nochmal auf die Angaben von STENSIÖ an Ostracodermen hingewiesen. Die alten Befunde an Batoidei (DOHRN), die aus einer doppelten Spangenbildung im Hyalbogen auf die Reduktion einer Visceraltasche schlossen, sind durch die Untersuchungen von DE BEER und KHALIL (1962) aufgeklärt. Der zusätzliche Visceralbogen ist ein Pseudohyid, das durch Verschmelzung der basalen Stücke von Radien entsteht. Demgegenüber steht der Befund von VEIT (1924) und VAN SCHRICK (1930), daß bei *Lepisosteus* zwischen Hyalbogen und Mandibularbogen eine praehyale Visceraltasche

auftritt, die während der frühen Ontogenese in die Hyaltasche einbezogen wird. Eine abschließende Beurteilung dieses Fragenkomplexes scheint heute noch nicht möglich zu sein. Damit gewinnt die Analyse des Kopfnervensystems im Rahmen der Kopftheorie erneut besonderes Interesse.

9a. Neuromeren

Die Geschichte der Neuromerenforschung geht auf W. His und v. Kupffer zurück. Es handelt sich bei den Neuromeren um hintereinanderliegende Teilbezirke des Neuralrohres, die als verdickte Wandbezirke gegeneinander durch seichte Einziehungen abgegrenzt sind. Über ihre Bedeutung und ihren morphologischen Wert besteht keine einheitliche Meinung. v. Kupffer fand Neuromeren im Bereich des Mittel- und Rautenhirnes und deutet sie als Ausdruck einer echten Metamerie. Gleichzeitig unterscheidet v. Kupffer eine primäre Neuromerie an der offenen Neuralanlage von der sekundären Neuromerie am Neuralrohr. Während Locy (1895) und C. Hill (1900) den Neuromeren eine große Bedeutung beimessen, spielen sie in der Theorie von Gegenbaur, van Wijhe und Fürbringer keine Rolle. Neal (1918) beschreibt die Neuromeren als ringförmige Ausweitungen und Differenzierungen der Neuralrohrwand bei Cyclostomen, Knorpelfischen und Sauropsiden. Er findet drei aufeinanderfolgende Phasen der Neuromerenbildung, die nun als primäre, sekundäre und tertiäre Neuromeren bezeichnet werden. Während am Rückenmark Neuromeren als artefizielle Bildungen — Abdrücke der Somite — gedeutet werden, wird auch von Neal den Rhombomeren ein grundsätzlicher Wert zugesprochen. Der Hinweis darauf (Locy), daß Rhomobomeren auch an lebensfrischen Embryonen zu beobachten seien, und zwar in einem Bereich, in dem Somite nicht vorkommen, schließt m. E. nicht den Einwand aus, daß gerade an frischen Objekten Austrocknungseffekte eine Rolle spielen und daß am Rautenhirn mit ausgedehntem Paries chorioideus mechanisch die Vorbedingungen für Schrumpfungsfalten in transversaler Richtung vorhanden sind. Neal hat aus der Beobachtung, daß Neuromeren bei *Branchiostoma* fehlen und bei Cyclostomen und Elasmobranchiern schwach, bei Sauropsiden und Säugern gut entwickelt sind, geschlossen, daß den Neuromeren im Bereich des Vorderhirnes wahrscheinlich keine phylogenetische Bedeutung zukommt. Die neueren Forschungen von Bergquist, Källén und Wedin bestätigen das Vorkommen von Neuromeren bei Wirbeltieren. Diese Autoren finden gleichfalls drei Generationen von Neuromeren, die von Källén als Proneuromeren, Neuromeren und Postneuromeren unterschieden werden. Wedin bevorzugt die Bezeichnung als primäre, sekundäre und tertiäre Neuromeren, weil kein Grund ersichtlich ist, der zweiten Generation eine Sonderstellung einzuräumen. Die Beurteilung der Befunde wird außerordentlich durch die Tatsache erschwert, daß diese Autoren ihre Terminologie in zahlreichen Arbeiten mehrfach gewechselt haben. Im übrigen besteht auch zwischen Wedin einerseits und Källén-Bergquist andererseits keine Übereinstimmung in Einzelheiten. In dem Hauptpunkt allerdings scheint Klarheit erreicht zu sein. Nach Bergquist und Källén, denen sich Wedin anschließt, haben die Neuromeren keinen phylogenetischen Wert und haben nichts mit einer primären Kopfmetamerie zu tun.

Sie sind vielmehr der Ausdruck wellenförmig ablaufender und lokalisierter Prozesse von Neuroblastenproliferationen in der Wand des Neuralrohres. Auch DE BEER betrachtet die Neuromerie als sekundäre Segmentation ohne prinzipielle Bedeutung für das Kopfproblem.

Tabelle 5

Neuromeren (WEDIN 1955)

Primäre Neuromeren WEDIN = Proneuromeren KÄLLÉN			A		B	C	D	E
Sekundäre Neuromeren WEDIN = Neuromeren KÄLLÉN	A1	A2	A3 A4		B	C1 C2	D1 D2	E1 E2
Tertiäre Nm. WEDIN = Postneurom. KÄLLÉN	I. II.							
Neuralleistenabschnitte b. Petromyozon n. WEDIN	thalamisch				mesenc.	V	VII	IX/X
	Hemisphärenblase	Diencephalon, Augenblase			Mesencephalon	Rhombencephalon		

9b. Die Kopfnerven

Die Sonderstellung der großen Sinnesnerven ist allgemein anerkannt. Die Deutung der spinooccipitalen Nerven (Hypoglossus) als ventrale Wurzeln rostraler Spinalnerven ist gleichfalls erwiesen, da Ursprungsverhalten der Wurzelfasern, Kernlage und Vorkommen einer rudimentären dorsalen Hypoglossuswurzel mit Spinalganglion (FRORIEP 1882) die Homologie ausreichend beweisen. Eine Erörterung bedarf die Frage, inwieweit die Branchialnerven mit Spinal-

nerven homologisierbar sind und wie die Augenmuskelnerven (N. III, IV, VI) einzuordnen sind. Außer Betracht bleiben können Gebilde, wie der N. thalamicus und der sogenannte Urtrochlearis (A. Dohrn), da es sich nicht um Nerven oder selbständige Anlagen von Nerven, sondern um Anteile der Trigeminus-Neuralleiste handelt.

Im älteren Schrifttum zögert niemand, Spinalnerven und Branchialnerven als seriale Homologa einander zuzuordnen. Erst mit dem Ausbau der Kenntnisse über die Organisation des Nervensystems und nach Erforschung der Grundprinzipien des Baues der nervösen Zentralorgane (L. Edinger, C. J. Herrick, C. U. Ariens Kappers) ergeben sich ernste Zweifel. Die Frage nach den Homologiekriterien muß für das periphere Nervensystem erneut gestellt werden. Dabei bleibt nun zu beachten, daß ein peripherer Nerv keine biologische oder morphotische Einheit ist, sondern daß die Einheit nur in den Neuronensystemen gefunden werden kann. Die Nervenfaser bildet also mit dem zugehörigen Perikaryon und mit der zugehörigen Peripherie (Rezeptor oder Effektor) eine Einheit. Die Nervenfaser kann daher nach Peripherie und Zentrum gekennzeichnet werden, sofern diese Einheit konstant ist, eine Voraussetzung, die zweifellos in den meisten Fällen zutrifft. Da wir nach der Organisation des Kopfes fragen, also die innervierte Peripherie durch ihre Nerven kennzeichnen müssen, können wir das periphere Areal zunächst nicht als Beweismittel benutzen. Daher steht die Frage nach dem Verhalten im nervösen Zentralorgan im Vordergrund.

Ein Vergleich zwischen Branchialnerven und Spinalnerven zeigt nun regelmäßig fundamentale Unterschiede. Spinalnerven haben stets dorsale und ventrale Wurzeln, auch wenn diese sich nicht immer nach peripher hin zu einem Nervus spinalis vereinigen. Diese Gliederung in dorsale und ventrale Wurzeln kommt bei Branchialnerven niemals vor. Bekanntlich wurde oft der Versuch unternommen, systemfremde Nerven einander als Wurzeln zuzuordnen (s. Tabelle 1). Bei diesem Verfahren sind sich die Autoren keineswegs darüber einig, was zueinander gehört. Das Verfahren ist ganz willkürlich. Andererseits finden sich nie und nirgends Struktur- und Lageverhältnisse, die zwanglos etwa den Facialis als dorsale Wurzel des Abducens erkennen ließen. Ein Evolutionsablauf der geforderten Art würde an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn irgendwo einmal an Branchialnerven Rudimente gefunden würden, die die Spinalnervennatur hervortreten ließen, wie sie im Auftreten dorsaler Hypoglossuswurzeln in der Tat nachgewiesen sind. Alle Branchialnerven zeigen nun beim Abgang vom Zentralnervensystem ein von den Spinalnerven abweichendes Verhalten. Sie treten mit einer einzigen Wurzel, deren Austritt lateral — nicht dorsal und ventral liegt, aus. Am deutlichsten ist dies Verhalten an Rautenhirnschnitten zu demonstrieren, an denen Spinal- und Branchialnerven im gleichen Niveau vorkommen (Abb. 10). Am Säuger-Rautenhirn treten Branchialnerven (IX, X, XI) stets lateral zwischen Olive und Corpus restiforme aus, während ventrale Wurzeln (XII) zwischen Pyramide und Olive austreten. Dorsale Wurzeln wären medial (dorsal) des Corpus restiforme zu erwarten. Häufig wird der Faseraufbau des Einzelnerven, also ein Funktionsmerkmal, als Homologiekriterium herangezogen, so etwa, wenn das Trigeminusganglion mit einem Spinalganglion homologisiert wird. Homologie-

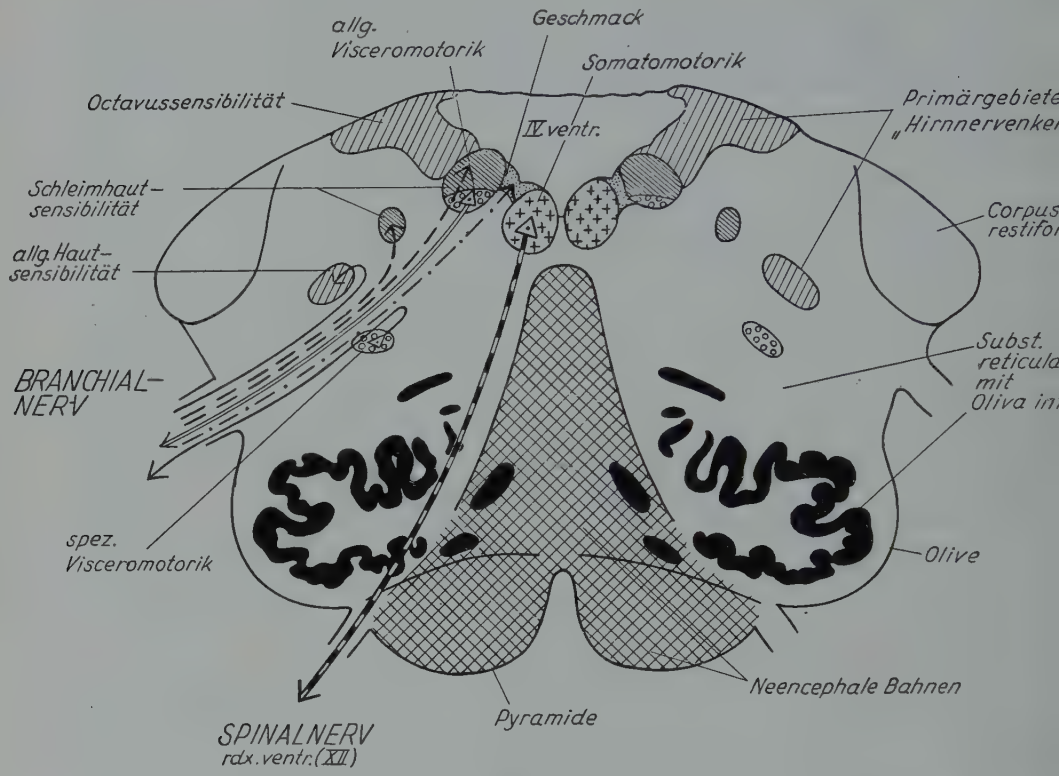


Abb. 10. Querschnitt durch das Rhombencephalon des Menschen in Höhe des X/XII Austritts. Schema der Längszonengliederung. Austritt spinaler (XII) und branchialer Hirnnerven

kriterien werden also mit Analogiekriterien verwechselt. Trigeminus- und dorsale Spinalnervenwurzeln sind vergleichbar, weil beide Hautareale innervieren, also Fasern der allgemeinen Hautsensibilität führen. Ihre Ganglien enthalten dementsprechend pseudounipolare Ganglienzellen. Beide aber innervieren topographisch verschiedene Körperbezirke und sind nach den Lagekriterien nicht homolog. Der periphere Nerv kann einem Kabel verglichen werden, das Fasern sehr verschiedenartiger Funktionssysteme enthält. Selbstverständlich ist zu erwarten, wie es das Beispiel der Hautsensibilität zeigt, daß Spinal- und Branchialnerven gelegentlich Anteile gleicher Funktionssysteme enthalten. Sie sind dennoch nicht homolog. Im Rautenhirn und Rückenmark, in den Primärgebieten des Zentralnervensystems ordnen sich nun aber die verschiedenen Faserarten und treten zu den verschiedenen End- bzw. Ursprungskernen (Abb. 10). Diese sind nicht, wie die anatomische Terminologie vermuten läßt, einzelnen Hirnnerven zugeordnet, sondern entsprechen vielmehr Funktionseinheiten. Ein Beispiel mag dies erläutern. Fasern der allgemeinen Hautsensibilität finden sich beim Säugetier im Nerv. V und in sehr geringer Anzahl im N. X (Ram. auricularis vagi). Diese Fasern des R. auricularis vagi gehen nicht zu irgendeinem „Vaguskern", sondern vereinigen sich zentral mit der sogenannten „Radix spinalis trigemini" und er-

reichen deren Kern, das zentrale Primärgebiet der allgemeinen Hautsensibilität. Nur für ein einziges Kerngebiet ist die Eigenschaft als Funktionseinheit auch in der Nomenklatur ausgedrückt, im Nucl. salivatorius, dem Sekretionskern der Mundhöhlendrüsen. Bei der Beschreibung des Nucl. salivatorius war nämlich von vornherein bekannt, daß von ihm Fasern in ungefähr gleicher Menge zum Nerv. VII und N. IX gehen. Die Hypertrophie der Hautsensibilität im Trigeminus überdeckt die geringen Anteile des gleichen Funktionssystems in anderen Hirnnerven. Dies mag erläutern, daß die Homologie von peripheren Nerven nicht aus dem Aufbau aus Funktionssystemen erschlossen werden kann. Homologiekriterium für den Nerven ist der Verlauf und das periphere Areal; dies ist bei und somatomotorische Fasern verschieden. Branchialnerven sind Nerven der Kiemendarmregion des Körpers. Sie enthalten in der Regel visceromotorische, viscerosensible, speziell viscerosensible (Geschmack) und allgemein somatosensible Fasern. In ihnen fehlen somatomotorische Neurone stets. Diese Verschiedenheit ist grundsätzlicher Art. Da Leibeswandmuskeln und Darmwandmuskeln verschiedener Herkunft sind, zeigt das verschiedene Verhalten der Branchial- und Spinalnerven in diesem Fall wirklich eine durchgreifende Differenz an, die es unmöglich macht, beide Nervengruppen zu homologisieren.

Zwei Systeme der speziellen Sensibilität, Octavo-Lateralissystem und Geschmackssystem, zeigen so eigenartige Verhältnisse, daß hier kurz auf die Besonderheiten hingewiesen werden muß. Beide entstehen aus speziellen Plakoden (Abb. 9), nie aus Neuralleiste. Dies betrifft die Rezeptoren wie die Neurone. Die Labyrinthplakode kann als zentraler Teil des Lateralissystems aufgefaßt werden. Beide Systeme besitzen sekundäre Sinneszellen, die bei Evertebraten und *Branchiostoma* nie vorkommen. Unabhängig von der Ausdehnung der peripheren Areals bleibt für beide Systeme der Eintritt ins Zentralnervensystem, konzentriert auf gewisse Branchialnervenstämme. Die Trigeminuswurzel ist stets frei von Lateralis- und Geschmacksfasern. Die präotischen Lateralisanteile erreichen das Zentrum über die Facialiswurzel, die postotischen über Glossopharyngeus und Vagus (Abb. 12). Die Geschmacksfasern schließen sich den entsprechenden Branchialnerven (N. VII, IX, X) an. Die zentralen Primärgebiete bleiben unabhängig von der peripheren Ausbreitung, im Rautenhirn streng lokalisiert. Der periphere Verlauf der beiden Systeme ist dadurch gekennzeichnet, daß sie sich an bereits bestehende periphere Nerven eng anschließen. Die genannten Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß Geschmacks- und Lateralissystem relativ spät im Craniotenstamm auftreten und als phylogenetisch junge Systeme nach Art einer Invasion bestehende periphere Nerven besetzt haben. Damit entfällt die Möglichkeit, aus Lateralis- und Geschmackssystem Argumente für eine primäre metamere Gliederung abzuleiten. Spinalnerven enthalten nie Lateralis- oder Geschmacksfasern. Finden sich Geschmacksorgane in der äußeren Haut des Rumpf-Schwanzbereiches, also im Spinalnervenareal, wie bei den Siluridae, so erreichen die Geschmacksfasern stets das Zentralnervensystem über den Nervus facialis (Weberscher Nerv, Ramus recurrens facialis). Der Sonderfall von *Trigla* (Chemorezeptoren an den Strahlen der Brustflosse. Scharrer 1935) dürfte nicht

dem Geschmackssystem, sondern dem allgemeinen chemischen Sinn zuzuordnen sein.

Die Befunde am Nervensystem weisen also auf eine tiefgreifende Verschiedenheit der Branchialregion und der Leibeswand, so daß die Annahme eines primären einheitlichen Bauprinzips für Kopf und Rumpf im Sinne einer echten Metamerie kaum noch begründet werden kann.

Die primäre Gliederung des Zentralnervensystems der Cranioten fügt sich eindeutig in dies Bild ein. Allgemein läßt sich stets eine Gliederung des Zentralnervensystems in drei Abschnitte durchführen (Abb. 12), denen jeweils eine kennzeichnende Peripherie zugeordnet ist (STARCK 1962):
Prosencephalon: Riechorgan — Auge,
Rhombencephalon: Mund — Kiemendarmregion,
Rückenmark: myomerer Leibeswandabschnitt, Schwanz.
Diese Gliederung stimmt vollständig mit der Gliederung der Körperperipherie überein und ist entwicklungsphysiologisch klar begründet. Insbesondere wird die schematische Absonderung eines sogenannten „primären Mittelhirnbläschens" den tatsächlichen Verhältnissen nicht gerecht, denn der gesamte basale Mittelhirnanteil ist nichts anderes als das rostrale Rhombencephalon (: Tegmentum rhombencephali). Eine innere Strukturgrenze zwischen Rautenhirn und „Mittelhirn" existiert nicht. Die Abgrenzung eines Mittelhirnbläschens ist historisch begründet, da die starke und frühzeitige Ausbildung des dorsalen Tectums beim Vogelkeim, dem bevorzugten Untersuchungsobjekt der alten Embryologen, die Bildung eines selbständigen Mittelhirnbläschens vortäuscht. Sorgfältige Untersuchung von Frühstadien hat für alle Wirbeltiere, insbesondere für Säuger (*Homo*, HOCHSTETTER) und sogar für Vögel (*Anas*, ORTMANN) die primäre Gliederung des Gehirnes in Prosencephalon und Rhombencephalon bestätigt. Entwicklungsphysiologisch ergibt sich gleichfalls eine Gliederung des embryonalen Gehirnes in zwei Abschnitte. Die fundamentale Grenze der beiden Induktorsysteme fällt mit der Prosencephalon-Rhombencephalon-Grenze zusammen, wie die experimentellen Untersuchungen (LEHMANN) über die phasenspezifische Empfindlichkeit gegen Li Cl gezeigt haben. Auch die Grenze zwischen Rückenmark und Rhombencephalon ist morphologisch und entwicklungsphysiologisch begründet. Allerdings kommt es in diesem Bereich bereits früh zu weitgehenden Verschiebungen der einzelnen Teilorgane („Durchdringungsstruktur" STARCK 1962), wie grundsätzlich die Invasion eines Abschnittes des Zentralnervensystemes durch ursprünglich ortsfremde Neuronensysteme für die Histogenese des Zentralnervensystems kennzeichnend ist. EDINGERS Unterscheidung von Paläencephalon und Neencephalon beruht auf dem gleichen morphogenetischen Prinzip.

Die Bezeichnung Archencephalon (= Prosencephalon) und Deuterencephalon (= Rhombencephalon) geht auf v. KUPFFER zurück. Sie sollte zweckmäßigerweise vermieden werden, obgleich sie bereits in das entwicklungsphysiologische Schrifttum Eingang fand. Mit der Bezeichnung Archencephalon und Deuterencephalon wird eine phylogenetische Hypothese, die wenig Wahrscheinlichkeit hat, in der Terminologie eines realen Sachverhaltes verankert. Die Be-

zeichnungen Prosencephalon-Rhombencephalon hingegen enthalten nur eine sachlich korrekte und indifferente Aussage über eine Lage- und Formbeziehung.

10. Die Nerven der Augenmuskeln

Die Beurteilung der Augenmuskelnerven ist sehr viel schwieriger, denn wir finden bei allen Vertebraten mit Lateralaugen so ähnliche Verhältnisse, daß aus dem vergleichend anatomischen Befund kein Rückschluß auf den Evolutionsablauf möglich ist. Die Ontogenese gibt keinen Aufschluß, da gerade das Problem der Kopfhöhlen noch voller Rätsel ist. Daher ist die Frage, ob die Augenmuskelnerven als Homologa der Spinal- und Branchialnerven zu bewerten sind oder ob sie ein eigenes System darstellen, kaum mit Sicherheit zu beantworten. Sie werden deshalb auch verschieden eingruppiert. So hält Rabl (1889) die Augenmuskelnerven für Derivate des Trigeminus und spricht ihnen viscerale Natur zu. Dohrn hält den M. obliquus superior für ein Seitenplattenderivat. Alle jene Autoren, die die Kopfhöhlen mit Vorderkopfsomiten identifizieren, deuten die Nerven als ventrale Spinalnervenwurzeln. Das zentrale Verhalten bringt gleichfalls keine Lösung des Problems. Der eigenartige dorsale Austritt des N. trochlearis ist bisher nicht deutbar. Zwar treten N. oculomotorius und abducens ventral aus, doch ist in diesem rostralen Teil des Gehirnes die Gliederung und Organisation im Zentrum derart abweichend von der typischen Rautenhirn-Rückenmarkstruktur, daß ein direkter Vergleich unsicher bleiben muß. Vor allem läßt sich vor dem Vorderende des IV. Ventrikels die Herrickssche Längszonengliederung, die ein überaus klares Grundgerüst für die Deutung der Strukturen im Rautenhirn bildet, im Mittelhirn und davor nicht mehr nachweisen. Alle Versuche, diese Gliederung auf Prosencephalon und Mesencephalon zu übertragen, scheitern daran, daß die Längszonengliederung nur die Primärgebiete erfassen kann (Ursprungs- und Endkerne). Wir haben es im Vorder-Mittelhirn aber vorwiegend mit übergeordneten Sekundärgebieten zu tun. Nimmt man an, daß die Augenmuskelkerne, wenn auch in weitem Abstand und in andersartiger Umgebung, doch in Fortsetzung der somatomotorischen Kernsäule liegen, so ist auch in dieser Tatsache kein bindender Beweis für die Deutung als ventrale Wurzel zu sehen, denn die Längszonen sind ihrer Natur nach, wie gezeigt wurde, Funktionseinheiten. Da die Augenmuskeln ähnlich wie der Bewegungsapparat der Leibeswand, aber im Gegensatz zur Darmwandmuskulatur im Dienste der Umweltbeziehungen des Organismus stehen, kann die Lageähnlichkeit der Zentren auch ein Ausdruck dieser biologisch-funktionellen Gemeinsamkeit sein. Wir betrachten daher Augenmuskeln und Sinnesorgan mit Nerven als einheitliches funktionelles System, dessen morphologische Zuordnung im einzelnen noch völlig unklar ist. Die einfache Feststellung, daß die Zeit zu weit zurückliegt, zu der „muscles originally forming part of the swimming series became attached to a cup-like outgrowth from the brain" (Young 1952), ist zwar, was die Zeitspanne anbetrifft, sicher zutreffend, scheint mir aber im übrigen noch sehr hypothetisch zu sein. Daneben hat vielleicht die zwar bescheidenere aber besser fundierte Vorstellung, daß die Augenmuskeln von vornherein im ungegliederten rostralen Mesenchym gleichzeitig mit dem Seitenauge entstanden sind, Berechtigung.

11. Neuere Theorien zur Kephalogenese

Gleichzeitig und unabhängig von Froriep hatten morphologische Untersuchungen eine Fülle von Tatsachen ergeben, die eine grundsätzlich verschiedenartige Organisation von Wirbeltierrumpf und Kopfgebiet mehr und mehr wahrscheinlich machten (Assheton 1905, Brachet 1907, Hubrecht 1905, Keibel 1924, de Lange 1936, Ortmann 1943, Romer 1958). Eine unbefangene Analyse des Wirbeltierkörpers läßt drei Hauptregionen erkennen, Vorderkopf-, Kiemendarm- und metameres Rumpf-Schwanzgebiet (Abb. 12). Vorderkopf und Branchialregion bilden gemeinsam den Wirbeltierkopf. Bei der Kephalogenese kommt es im Hinterhauptsbereich zu den beschriebenen Formwandelvorgängen, die durch progressives Übergreifen der Kopfregion im engeren Sinne auf das metamere Gebiet gekennzeichnet sind.

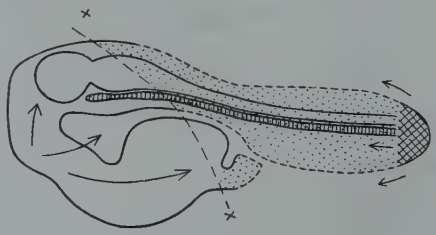


Abb. 11. Körpergliederung (Amphibienlarve) nach Assheton 1905. Protogenetische Körperregion: weiß; Deuterogenetische Körperregion: punktiert

Die Theorie von Hubrecht faßt nun Branchial- und Rumpf-Schwanzgebiet enger zusammen (Notogenese) und stellt sie dem Vorderkopfgebiet (Kephalogenese) gegenüber. Demgegenüber hat Assheton (Abb. 11) Vorderkopf- und Kiemendarmregion als protogenetisches Gebiet zum segmental gegliederten dorso-kaudalen Körperbereich (deuterogenetisch) in Gegensatz gestellt (Abb. 11). Eine wesentliche Erweiterung unter Einbeziehung entwicklungs-physiologischer Gedankengänge erfuhr die Theorie durch de Lange (1936). Dieser Forscher zieht das vordere Branchialgebiet bis zum Hyalbogen mit erster und zweiter Kopfhöhle zum Vorderkopf und erkennt einen scharfen Gegensatz zwischen Branchialregion und Rumpf-Schwanzgebiet an. Die eindeutige Scheidung der somatischen Komponenten im hypobranchialen Gebiet (N. XII, hypobr. Muskeln) von den branchialen Elementen spricht für eine fundamentale Differenz. Das Branchialgebiet dringt von vorn nach hinten ins Rumpfgebiet vor (Abb. 12). Rhombencephalon und hintere Branchialregion sind in gewissem Sinne ein Übergangsareal. Die grundsätzlich bedeutsame entwicklungsphysiologische Grenze im Bereich des Hyalbogens wurde von Holtfreter, Lehmann und Starck (Abb. 8a) betont. Die Analyse von Kopfmißbildungen bestätigt die entwicklungsphysiologische Deutung auch für Säugetiere. Die Bedeutung der Untersuchungen über den Organisator und seine Regionalspezifität für unsere Fragestellung sind evident, sollen aber in diesem morphologischen Bericht nicht im einzelnen erörtert werden. Auch wenn man die neuen Untersuchungen von Nieuwkoop (1952, 1955) in Betracht zieht, bleiben zwei Prinzipien bei der In-

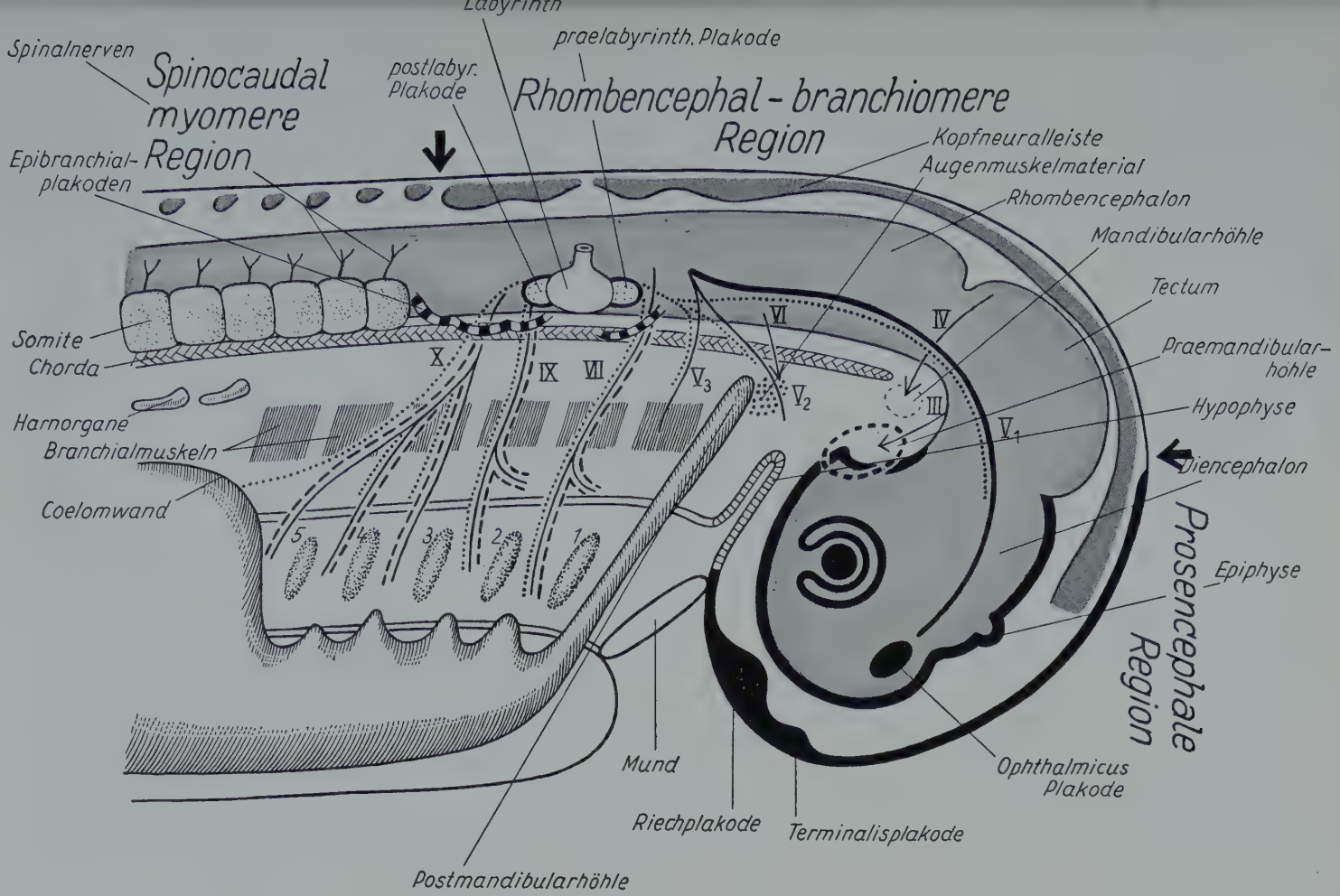


Abb. 12. Schema der Kopforganisation bei Wirbeltieren. Lateralissystem: punktiert

duktion des Zentralnervensystems wirksam. Die entscheidende Grenze liegt wieder im Prosencephalon-Rhombencephalon Grenzareal.

ORTMANN (1943) stellt bei seinen Untersuchungen das Nervensystem und die Plakodenfrage in den Mittelpunkt. Er bemüht sich um den Nachweis, daß die Entwicklung von Plakoden phylogenetisch alt gegenüber Neuralrohreinfaltung und Neuralleistenbildung sei und sieht daher im Vorderkopf ein altes Erbteil der Wirbeltiere.

ORTMANN stützt seine Theorie durch folgende Überlegungen:

1. Die neuroepitheliale Genese der Neurone ist phylogenetisch primär, Plakodenbildung ist eine wenig modifizierte Weiterbildung dieses altertümlichen Entwicklungsmodus und wird daher auch als phylogenetisch alt betrachtet.

2. Olfactorius und Terminalis (primäre Sinneszellen) sind im Bildungsmodus daher altertümlich. Sie zeigen auch im Verlauf der Nervenfasern noch periphere Ganglienzellen.

3. Plakodenbildung ist für den proterogenetischen (rostralen) Kopfbezirk kennzeichnend. Neuralleiste fehlt im Prosencephalongebiet.

Diese Vorstellungen tragen stark hypothetischen Charakter, zumal eine Voraussetzung der Theorie, das Fehlen einer Prosencephalon-Neuralleiste inzwischen durch die experimentellen Untersuchungen (RAVEN, HÖRSTADIUS-SELLMAN 1941, 1946, 1950) widerlegt ist. ORTMANN erkennt eine Gliederung des Wirbeltierkörpers in zwei Regionen, Vorderkopf (Proterogenesis) und Kiemendarm-Rumpfgebiet (Deuterogenesis) an, hält aber trotzdem einen tiefgehenden Unterschied zwischen Kiemendarm- und Rumpfregion für gegeben. Beide Körperregionen gehen zwar auf gemeinsame Primitivorgane zurück. Branchiomere und myomere Segmentierung sind aber auch in dieser Auffassung nicht gleichwertig, sondern entsprechen grundverschiedenen regionalspezifischen Differenzierungen. Diese im wesentlichen embryologisch begründeten Theorien erfahren eine interessante Beleuchtung dadurch, daß unabhängig auf Grund vergleichend anatomischer und phylogenetischer Befunde ein so erfahrener Paläontologe wie A. S. ROMER (1958) zu ganz ähnlichen Ergebnissen kommt. ROMER räumt der Unterscheidung eines visceralen (branchialen) und eines somatischen (segmentierten, myomeren) Körperabschnittes eine sehr tief begründete phylogenetische Bedeutung ein und entwickelt die Vorstellung, daß die ancestralen Chordaten, ähnlich wie die Pterobranchier, rein „viscerale", sessile Organismen waren. Sie besaßen einen als Nahrungsfilter ausgebildeten Kiemendarm. Der Schwanz mit Myomerie, Chorda und Rückenmark ist als larvales Lokomotionsorgan sekundär entstanden und greift auf den dorsalen Körperabschnitt über. Die Wirbeltiere entstehen durch einen pädogenetischen Prozeß, indem der larvale Zustand fixiert und die beiden Körperabschnitte zusammengefügt werden. Der Autor hat aufbauend auf der Theorie von VEIT bereits 1943 ähnliche Gedankengänge entwickelt (STARCK 1943).

Am Ende unserer Ausführungen sei hervorgehoben, daß auch heute noch das Kopfproblem weit von einer Lösung entfernt scheint. Fortschritte sind zweifellos zu verzeichnen, sie haben durch Einbeziehung neuer paläontologischer Funde und entwicklungsphysiologischer Ergebnisse nicht nur die Basis verbreitert, sondern auch grundsätzlich neue Denkweisen in die Diskussion gebracht.

Wesentlich scheint mir, daß starre Schemata und Hypothesen überwunden werden und das Tatsachenmaterial immer wieder neu durchdacht wird. Morphogenese ist dynamisches Geschehen und kann nur gedeutet werden, wenn der lebendige Vorgang als solcher erfaßt und nicht durch ein statisches Schema ersetzt wird.

Schrifttum

Adelmann, H. B.: The significance of the prechordal plate, an interpretative study. Am. J. Anat. **31** (1922).

— The development of the premandibular head cavities and the relations of the anterior end of the notochord in the chick and robin. J. Morph. **42** (1926).

— The development of the prechordal plate and mesoderm of *Amblystoma punctatum*. J. Morph. **54** (1932).

Ahlborn, Fr.: Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Z. wiss. Zool. **40**.

Allis, E. P.: Concerning the mouth opening and certain features of the visceral endoskeleton of *Cephalaspis*. J. of Anat. **65** (1931) 509—527.

Assheton, R.: On growth centres in Vertebrate embryos. Anat. Anz. **27** (1905) 125—127 und 156—170.

Balfour, F. M.: A monograph of the development of Elasmobranch fishes. London 1876. Collected papers 1878.

Bateson, W.: The ancestry of the Chordata. Quart. J. micr. Sci. **26** (1886).

de Beer, G. R.: The segmentation of the head in *Squalus acanthias*. Qu. J. micr. sc. **66** (1922).

— The development of the vertebrate Skull. Oxford 1937.

Beklemischew, W.: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen, I (1958), II (1960). Berlin (Deutscher Vlg. d. Wiss.).

Bodemer, Ch. W.: The origin of the extrinsic ocular muscles of the trout, *Salmo trutta*. Anat. Rec. **122** (1955) 448 (abstr.).

— The origin and development of the extrinsic ocular muscles in the gar pike (*Lepisosteus osseus*). J. Morph. **100** (1957) 83—112.

Damas, H.: Le développement de la tête de la lamproie (*Lampetra fluviatilis* L.). Ann. soc. r. zool. Belg. **73** (1942).

— Recherches sur le développement de *Lampetra fluviatilis* L. Contribution a l'étude de la céphalogénèse des vertébrés. Arch. Biol. **55** (1944).

— La branchie préspiraculaire des Céphalaspidés. Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique **85** (1954) 89—102.

Dart, R. A.: Some notes on the double innervation of mesodermal muscle. J. comp. Neurol. **36** (1924).

— The anterior end of the neural tube and the anterior end of the body. J. Anat. **58** (1924).

Dohrn, A.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers XVIII. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. Tatsächliches. Mitt. zool. Station Neapel **XV**, 1 (1901).

— Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers XXI. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. Kompetenzkonflikt zwischen Ontogenie u. vergl. Anatomie. Mitt. zool. Stat. Neapel. **XV**, 1 (1901).

— Studien zur Urgeschichte desWirbeltierkörpers XXII. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Mitt. zool. Stat. Neapel. **XV**, 4 (1902).

Fox, H.: Development of the skull and associated structures in the Amphibia with special reference to the Urodeles. Trans. Zool. Soc. London **28** (1954) 241—304.

— The occipital crest and anterior spinal nerves in the larval Urodele, *Hynobius nebulosus*. Proc. zool. soc. London **138** (1957) 365—368.

— A study of the development of the head and pharynx of the larval Urodele *Hynobius* and its bearing on the evolution of the vertebrate head. Phil. Trans. Roy. Soc. London B **242** (1959) 151—205.

— The segmentation of components in the hind region of the head of *Neoceratodus* and their relation to the pronephric tubules. Acta Anat. **47** (1961) 156—163.
— The occipital crest and anterior spinal nerves in the larval Urodele *Salamandra maculosa*. Brit. J. Herpetol. **2** (1961) 211—213.
— A study of the evolution of the amphibian and dipnoan Pronephros by an analysis of its relationship with the anterior spinal nerves. Proc. zool. soc. London **138** (1962) 225—256.
Froriep, A.: Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. Entwg. Jhrg. 1882.
— Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anat. Anz. **2** (1887).
— Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges. 16. Vers. Halle 1902.
— Zur Frage der sogenannten Neuromerie. Verh. Anat. Ges. 6. Vers. Wien (1892).
— Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergeb. Anat. **3** (1894).
— Über die Ganglienleiste des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Arch. Anat. Entwg. Jhrg. 1901.
— Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verl. Anat. Ges. 16. Vers. Halle 1902.
— Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz. **21** (1902).
— Die occipitalen Urwirbel der Amnioten im Vergleich mit denen der Selachier. Verh. Anat. Ges. 19. Vers. I. Intern. Congr. Genf 1905.
— Die Kraniovertebralgrenze bei den Amphibien (*Salamandra atra*). Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt. (1917).
Fürbringer, M.: Über die spinookzipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergl. Morphologie. Festschrift Gegenbaur III (1897).
Gaupp, E.: Die Metamerie des Schädels. Ergeb. d. Anat. u. Entwgesch. **7** (1897).
Gegenbaur, C.: Über die Kopfnerven des Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Z. Nw. **6** (1870/71).
— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere III. Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig 1872.
— Über die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift f. A. v. Koelliker, Leipzig 1887.
— Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Schädels. Morph. J. **13** (1888).
Gilbert, P. W.: The premandibular head cavities in the Opossum *Didelphis virginiana*. J. Morphol. **95** (1954) 47—76.
Goodrich, E. S.: Metameric segmentation and homology. Qu. J. micr. sc. **59** (1913).
— Development of segments of head in *Scyllium*. Quart. J. micr. sci. **63** (1918).
— Studies on the structure and development of vertebrates. London (Mc Millan Co) (1930).
Hatschek, B.: Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes IV. Morph. J. **61** (1929).
Heider, K.: Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen. Die Kultur d. Gegenwart, T. 3. 4, 2 (1914) 176—332.
Holtfreter, J.: Regionale Induktionen in xenoplastisch zusammengesetzten Explantaten. Arch. f. Entwicklungsmech. **134** (1936) 466—550.
Jaekel, O.: Der Kopf der Wirbeltiere. Ergeb. Anat. **27** (1927) 815—974.
Keibel, F.: Zum Kopfproblem. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Phys. math. Kl. (1924).
Khalil, M. S.: Studies on the head skeleton of Batoidei. Thesis Cairo Univ. (1962). Fac. Sci. 133 p.
Kingsbury, B. F., and H. B. Adelmann: The morphological plan of the head. Qu. J. micr. Sci. Vol. **68** (1924).
Koltzoff, N. K.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon planeri*. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes. Bull. soc. imp. des Natur. Moscou 1901. No. 3/4. Moskau 1902.
Kühn, A.: Anton Dohrn und die Zoologie seiner Zeit. Pubbl. Staz. Zool. Napoli suppl. (1950) 1—205.
de Lange, D.: The head problem in Chordates. J. Anat. **70** (1936).
Lehman, J. P.: L'évolution des vertébrés inférieurs. Paris (Dunod) (1959) 188 pp.

Lehmann, F. E.: Stehen die Erscheinungen der Otocephalie und der Zyklopie bei *Triton* mit Axialgradienten oder mit Störungen bestimmter Organisatorregionen im Zusammenhang. Revue Suisse de Zoologie T. **43**. Nr. 24 (1936) 535—541.
— Die Sonderstellung des Zwischenhirns in der vgl. u. experimentellen Embryologie. Schweiz. Med. Wochenschrift **71**, 12 (1941) 379—80.
Lindström, Th.: On the cranial nerves of the Cyclostomes with special reference to N. trigeminus. Acta Zool. **30** (1949) 315—458).
Mangold, O.: Totale Keimblattchimaeren bei *Triton*. Naturw. **36**, H. 4 (1949) 112.
— Der Wirbeltierkopf entwicklungsphysiologisch gesehen. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **40** (1950).
— Experimente zur Entwicklungsphysiologie des Urodelenkopfes. Verh. Anat. Ges. 54. Vers. Freiburg i. Br. (1957) 3—53.
— Grundzüge der Entwicklungsphysiologie der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung der Mißbildungen, auf Grund experimenteller Arbeiten an Urodelen. De Genetica Med. I, Roma 1962 (?) 129—182.
du Marchie Sarvaas, A. E.: La Théorie du Coelome. Dissertation (nat.) Utrecht 1933.
Neal, H. V.: A summary of studies on the segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*. Anat. Anz. **12** (1896) 377—391.
— The development of the Hypoglossus Musculature in *Petromyzon* and *Squalus*. Anat. Anz. **13** (1897) 441—463.
— The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*. Bull. Mus. comp. Zool. **31** (1898) 147—294.
— The morphology of the eye muscle nerves. J. Morph. **25** (1914).
— The history of the eye muscles. J. Morph. **30** (1918).
Neumayer, L.: Studie über die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser*. Acta zool. **13** (1932).
Nieuwkoop, P. D., and others: Activation and organization of the central nervous system in Amphibians. I. Induction and activation, II. Differentiation and organization, III. Synthesis of a new working hypothesis. J. Expl. Zool. **120** (1952) 1—108.
Ortmann, R.: Über Placoden und Neuralleiste beim Entenembryo, ein Beitrag zum Kopfproblem. Z. Anat. Entwg. **112** (1943).
Penfold, R. L., and P. G. Roofe: An anatomical study of the neural tube and cranial ganglia of the developmental stages of *Amblystoma maculatum*. The Univ. of Kansas science Bull. **37** (1956) 579—625.
Peyer, R.: Goethes Wirbeltheorie des Schädels. Vjschft. natf. Ges. Zürich **94** (1949).
Piveteau, J.: Le problème du crâne. Traité de Zoologie (P. P. Grassé) T. XII Paris 1954, 553 bis 604.
Rabl, C.: Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges. 5. Vers. (1892).
Reisinger, E.: Allgemeine Morphologie der Metazoen. Morphologie der Coelenteraten, Acoelomaten und pseudocoelomaten Würmer. Fortschr. Zool. **13** (1961) 1—82.
Remane, A.: Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Verh. Deutsch. Zoologen Mainz 1949, 16—23.
— Die Geschichte der Tiere in „Die Evolution der Organismen". ed. G. Heberer, 2. Aufl. (1959) 340—422 Stuttgart (Fischer).
Röhlich, K.: Gestaltungsanalyse der Kopfdarmhöhlenwand bei *Triton taeniatus* und *Amblystoma*. Roux' Arch. Entwmech. **129** (1933).
Romer, A. S.: Vertebrate Paleontology. 3 d. ed. Chicago (Univ. press) (1947) 687 pp.
— The vertebrate as a dual animal, visceral and somatic. Anat. Rec. **132** (1958) 496.
Scharrer, E.: Die Empfindlichkeit der freien Flossenstrahlen des Knurrhahns (*Trigla*) für chemische Reize. Z. vergl. Physiol. **22** (1935) 145—154.
Schreiner, K. E.: *Amia Lepidosteus*. Kopfmetamerie. Z. wiss. Zool. **72** (1902).
van Schrick, F. G.: Über den Schwund der praehyalen Visceraltasche bei *Lepidosteus osseus*. Morph. J. **58** (1930).
Sewertzow, A. N.: Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. Soc. Imp. des Natural. Moscou. No. 2 (1895).

— Die Metamerie des Kopfes von *Torpedo*. Anat. Anz. **14** (1898).
— Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. Moscou No. 2—3 (1898).
— Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes I. II. Bull. Soc. Nat. Moscou 1899.
Slabý, O.: Studium zum Problem des segmentalen Ursprungs der Occipitalregion des Vogelschädels. Morph. Jb. **99** (1959) 752—794.
Starck, D.: Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopf der Urodelen. Morphol. Jahrb. **79** (1937) 358—435.
— Die Bedeutung der Entwicklungsphysiologie für die vgl. Anatomie, erläutert am Beispiel des Wirbeltierkopfes. Biol. Gen. **17** (1944).
— Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Kopfproblem (315—328). Fortschritte d. Zoologie N. F. **9** (1952).
— Embryologie. Stuttgart (Thieme) (1955) 688 p.
— Die Evolution des Säugetiergehirns. Sitzungsber. Wiss. Ges. J. W. Goethe-Universität Frankfurt M. **1** (1962) 23—60.
Stensiö, E. A.: The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen I. Family Cephalaspidae. Skr. om Svalbard og Nordishavet **12** (1927) 1—391.
— The Cephalaspids of Great Britain. London Brit. Museum N. H. (1932) 1—220.
— Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. Traité de Zoologie (ed. P. P. Grassé) XIII, 1, Paris 1958, 173—425.
Wängsö, G.: The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen, VI. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen Cephalaspids. Norsk. Polarinst. Skrift **97** (1952) 1—612.
Veit, O.: Zur Theorie des Wirbeltierkopfes. Anat. Anz. **49** (1916).
— Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie in ihren Wechselbeziehungen zueinander, erörtert an dem Problem des Wirbeltierkopfes. Anat. Anz. **58** (1924).
— Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere II. III. Morph. J. **53** (1924) 320—390 und **84** (1939) 86—107.
— Über das Problem Wirbeltierkopf. Kempen Ndrhn. 1947.
Wedin, B.: The development of the head cavities in *Alligator mississippiensis* Daud. Lunds Univ. Arsskr. N. F. avd. **2**, 45 (1949) 1—32.
— Die Verbindungsstränge zwischen den Praemandibularhöhlen und der Rathkeschen Tasche. Proc. Koninkl. Akad. v. Wetensch. C **54** (1951) 75—83.
— Tissue bridges and tubular connections between the premandibular cavities and Rathkes pouch. Proc. Koninkl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam C **55** (1952) 416—428.
— The development of the head cavities in *Ardea cinerea* L. Acta Anat. **17** (1953) 240—252.
— The development of the eye muscles in *Ardea cinerea* L. Acta Anat. **18** (1953) 30—48.
— The origin and development of the extrinsic ocular muscles in the alligator. J. Morph. **92** (1953) 303—336.
— Embryonic segmentations in the head. Malmö 1955, 115 pp.
van Wijhe, J. W.: Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882, Neudruck (1915).
— Über Somiten und Nerven im Kopf von Vögel- und Reptilienembryonen. Zool. Anz. Jhrg. **9** (1886).
— Die Kopfregion der Kranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anz. **4** (1889).
— Die Homologisierung des Mundes des *Amphioxus* und die primitive Leibesgliederung der Wirbeltiere. Petrus Camper **4** (1906) 1—42.
Young, J. Z.: The life of vertebrates. Oxford (Univ. Press) 2nd ed. (1952) 767 p.
Ziegler, H. E.: Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Jen. Z. Natw. **43** (1908) 653—684.
— Das Kopfproblem. Anat. Anz. **48** (1915).
— Der jetzige Stand des Kopfproblems. Anat. Anz. **57** (1923).

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
(Direktor: Professor Dr. Adolf Remane)

Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung

Von

Rolf Siewing[1]

Mit 14 Abbildungen

(Eingegangen am 14. Januar 1963)

Die Ausbildung eines vorderen Körperabschnittes als Bewegungspol und Träger der Hauptsinnesorgane ist das Kennzeichen bilateralsymmetrischer Coelomaten. Ursprünglich nahm das Prosoma diese Lage ein und behält sie bei allen Archicoelomaten. Bei den Spiraliern jedoch tritt an seine Stelle das Prostomium, ein nach der Reduktion von Axo- und Hydrocoel nunmehr coelomfreier, vor dem Mund liegender, das Cerebralganglion enthaltender und nephridienfreier Abschnitt, der durch eben diese Merkmale von den nachfolgenden Körperabschnitten verschieden ist. Dieses vor allem bei Anneliden in klarer Form vorhandene Prostomium kann durch die Ausbildung besonderer Prostomialanhänge sowie besonderer Zentren im Oberschlundganglion kompliziert werden.

Dieser Vorderabschnitt des Körpers kann dadurch eine Höherentwicklung erfahren, daß an das Prostomium Körpersegmente eng angegliedert werden, wobei diese Segmente eine mehr oder weniger tiefgreifende Veränderung erfahren. Dieses Integrationsgebiet, hervorgegangen aus dem ursprünglichen Bewegungs- und Sinnespol sowie einem Teil des Rumpfes wird in dieser Darstellung als K o p f bezeichnet. Eine solche Kopfbildung oder Cephalisation ist in mehreren Gruppen konvergent erfolgt, bezeichnenderweise jeweils bei den höchstentwickelten Coelomaten: Den Chordaten, den Mollusken und den Articulaten.

Bei den Arthropoden wird eine einheitliche Kopfkapsel herausgebildet, an der segmentale Grenzen weitgehend verschwinden. Aber der immense phylogenetische Erfolg der Gruppen, bei denen C e p h a l i s a t i o n beobachtet wird, darf wohl gerade darauf zurückgeführt werden, daß sich wichtige Organe ohne Behinderung durch segmentale Restriktionen über ein größeres Areal ausdehnen oder den biologischen Erfordernissen entsprechend umlagern, vermehren oder neu bilden können. Bei Arthropoden gilt das für die Augen, es gilt in besonderem Maße für die Muskulatur der Kopforgane, vor allem der Mundgliedmaßen, es gilt ebenso für die Verlagerung der Mundöffnung im Zusammenhang mit der andersartigen Ernährung und es gilt nicht zuletzt für die Evolution des Komplexgehirns, bei der ursprünglich getrennte segmentale Ganglienpaare nicht nur verschmelzen, sondern zwischen denen infolge der weitgehenden Integration eine Arbeitsteilung eingetreten ist, die zu den weit bedeutenderen Sinnesleistungen befähigen, durch die die Arthropoden den Anneliden überlegen sind.

[1] Professor Dr. Rolf Siewing, Zoologisches Institut, Kiel, Hegewischstr. 3.

Gegenstand der folgenden Ausführungen ist die Zahl der Segmente, die an diesem Cephalisationsprozeß teilnehmen. Bei den Anneliden ist diese Zahl großen Schwankungen unterworfen. Bei den Arthropoden dagegen ist offenbar, wie zu zeigen sein wird, eine Konstanz der Segmentzahl erreicht worden, die in die Kopfkapsel einbezogen worden sind. Der hier zur Diskussion stehende Arthropodenkopf ist in der Antennatenreihe am klarsten erhalten, er schließt mit dem Metamer der 2. Maxillen ab. Bei anderen Gruppen führt eine Tendenz zur Segmentfusion über diesen Cephalisationsprozeß hinaus zur Entwicklung eines Cephalothorax bei Crustaceen oder eines Prosomas bei den Cheliceraten. Sie fallen nicht in den Rahmen dieser Erörterungen, zumal über diesen Prozeß kaum Unklarheiten bestehen. Aber ganz offenbar ist auch bei den Formen mit Cephalothorax bzw. Prosoma phylogenetisch ein Stadium durchlaufen worden, das dem Kopf in der oben gegebenen hinteren Begrenzung entspricht.

Es erhebt sich damit die Frage, wieviele Metamere zwischen dem Prostomium, das bei den Arthropoden als Acron bezeichnet wird, und dem Hinterrand des Kopfes vorhanden sind. Nach der klassischen Bearbeitung dieses Problems durch H. Weber (1952) durfte man hoffen, daß die grundsätzlichen Fragen geklärt wären und daß bedeutende Änderungen an dem Bild des Arthropodenkopfes nicht mehr zu erwarten wären. Aber in den nunmehr vergangenen Jahren sind eine Anzahl z. T. eigens diesem Problem gewidmeter Publikationen erschienen, die zu teilweise stark abweichenden Auffassungen geführt haben: Dahl (1954, 1956), Butt (1960), Rempel (1957), Legendre (1959) und Snodgrass (1960). Es war daher geboten, das vorliegende Tatsachenmaterial nochmals zu sichten und unter Verwendung exakter morphologischer Methoden auszuwerten.

Das Homologiekriterium der Lage ist bei der Identifikation homonomer, also intraindividueller Homologien, teilweise nicht anwendbar, da innerhalb des Gesamtorganismus jeder der serial hintereinanderliegenden Teile eine vom anderen verschiedene Lage haben muß (Remane 1956). Aber innerhalb eines Metamers nehmen die charakteristischen Bestandteile eine charakteristische Lage ein: Bei der Identifikation eines Segmentes kann die relative Lage der segmentalen Organe innerhalb eines Metamers eine Rolle spielen, soweit die besonders im Kopf zu erwartenden sekundären Verlagerungen das zulassen.

Größte Sorgfalt ist beim Vergleich und der Identifikation morphogenetischer Prozesse geboten. Es kann gezeigt werden, daß homologe und homonome Strukturen, Keimblätter oder Organe ontogenetisch auf verschiedene Art und Weise, an verschiedenen Stellen und zeitlich getrennt gebildet werden können (Siewing 1960a). Es genügt deshalb nicht, etwa nur die ontogenetischen Primäranlagen zu vergleichen, die darüber hinaus meist noch keine spezifische Struktur besitzen. Es müssen die morphogenetischen Gesamtprozesse im Vergleich erfaßt werden von der Anlage bis zur Definitiventwicklung, möglichst einschließlich der histologischen Differenzierung. Erst dadurch erhält man ein Komplexmerkmal, dessen Parallelevolution weniger wahrscheinlich ist als die eines herausgegriffenen Stadiums.

Wesentliche Bedeutung hat bei den hier vorzunehmenden Erörterungen der Segmentbegriff. Obwohl wiederholt eine klare Definition dafür gegeben worden ist, wie besonders von TIEGS (1941), findet man doch immer wieder eine recht verschwommene Verwendung dieses Begriffes, ein Umstand, der nicht unwesentlich zur Konfusion beigetragen hat und der exakte Vergleiche erschwert.

Obwohl wahrscheinlich in ganz ähnlichen biologischen Zusammenhängen entstanden, unterscheidet sich die Segmentierung der Chordaten doch tiefgreifend von der der Articulaten, und zwar vor allem dadurch, daß das Pro- und Mesosoma bei ihnen noch erhalten geblieben sind (DE BEER 1937, DAWYDOFF 1948). Bei den Articulaten fehlen sie jedoch. Darüber hinaus bestehen Differenzen in Lage und Struktur des Nervensystems, des Coeloms, der Nephridien und der Gonaden, so daß ein direkter Vergleich ausgeschlossen ist. Ich kann mich daher auf die Charakterisierung der Articulatensegmente beschränken.

Aber auch innerhalb der Articulaten haben wir zwei grundlegend verschiedene Metamere zu unterscheiden: Die Larvalsegmente und die Sprossungssegmente (IVANOV 1928, 1933, REMANE 1950). Beide sind sowohl in ihrer ontogenetischen Entstehung als auch in ihrer prospektiven Bedeutung voneinander verschieden (IVANOV, REISINGER) und sie werden phylogenetisch auf verschiedene Regionen des Körpers bzw. unterschiedliche Bildungsvorgänge zurückgeführt (REMANE). Nicht nur die ontogenetisch synchrone Zerteilung eines zunächst einheitlichen Mesodermmaterials ist für die Larvalsegmente typisch, auch am adulten Organismus lassen sie sich erkennen. Phylogenetisch werden die Larvalsegmente auf eine Zerlegung des Metasomcoeloms zurückgeführt. Die Zahl der Larvalsegmente schwankt und steht möglicherweise im Zusammenhang mit den Gegebenheiten der Larvalentwicklung (MANTON 1949). Larvalsegmente sind auch bei Arthropoden vorhanden: Bei Crustaceen (MANTON 1928, 1934, HICKMAN 1935, WEYGOLDT 1958, 1960, SCHOLL 1962 u. a.) und bei Xiphosuren (IVANOV 1933). Weniger klar liegen die Dinge bei Onychophoren und den Antennaten, obwohl sich auch bei ihnen Indizien für sie finden.

Die Sprossungssegmente haben den für die Anneliden allgemein als typisch erachteten Bau, der jedoch bei den Arthropoden nur nach einem umfangreichen anatomischen und ontogenetischen Vergleich wiedererkannt werden kann. Wenn auf diesem Wege, vor allem durch vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die Homologisierung der typischen Sprossungsmetamere ohne Schwierigkeiten gelingt, so müssen im vorderen Körperteil von vornherein abweichende Verhältnisse erwartet werden: Dort liegen die Larvalsegmente. Diesem Tatbestand wird man bei Versuchen, im Kopfgebiet der Arthropoden Metamere nachzuweisen, Rechnung tragen müssen: Schon bei den phylogenetischen Vorfahren bestanden sehr wahrscheinlich, wie die Verhältnisse bei den Anneliden erkennen lassen, Tendenzen zur Fusion, Reduktion und Verlagerung im Bereich der Larvalsegmente.

Die Homonomie von Larval- und Sprossungselementen ergibt sich bei Anneliden klar aus der Tatsache, daß beide aus einem völlig identischen Material, der Urmesodermzelle 4d, hervorgehen; nur sekundär kann sich dieser Tatbestand verändern. Die Unterschiede zwischen Larval- und Sprossungssegmenten

am Adultus können zwanglos dadurch gedeutet werden, daß die phylogenetisch älteren Larvalsegmente eine höhere Differenzierung und Zentralisation im Sinne einer Höherentwicklung erkennen lassen, während diese Kennzeichen den phylogenetisch jüngeren Sprossungssegmenten fehlen. Man wird daher von einem Fehlen der Segmentierung am Adultus oder Embryo im oberflächlichen Bereich oder etwa im mesodermalen Bereich des Kopfes nicht sofort auf ein Fehlen von Metameren schließen dürfen.

Die meisten Indizien für ein Metamer treten in der Ontogenese auf. Es sind nach Tiegs:

1. Intersegmentalfurchen,
2. Extremitätenknospen,
3. Mesoderm-Somiten,
4. Ganglienanlagen.

Körperabschnitte, die durch alle diese oder einige dieser Kennzeichen charakterisiert sind, werden als Metamer bezeichnet. In folgendem wird der Begriff Segment nur im Sinne von Metamer verwendet werden.

Erörterungen des Problems Arthropodenkopf basierten lange Zeit fast ausschließlich auf den Untersuchungen am Insektenkopf. Erst als S. M. Manton (1928) mit ihren grundlegenden Untersuchungen über die Embryologie der Malacostraken begann, gewann diese Diskussion die erforderliche breitere Basis, die bis heute bedeutend erweitert werden konnte. Für die Cheliceraten ist diese Basis jedoch bis heute noch recht schmal. Es sei mir deshalb erlaubt, daß Problem der Arthropodenkopf-Segmentierung zunächst am Mandibulatenkopf aufzunehmen. Anschließend soll dann diskutiert werden, inwieweit diese Ergebnisse mit denen der Cheliceraten zu identifizieren sind. Die Statthaftigkeit dieses Verfahrens ergibt sich aus der Bauplangleichheit der Arthropoden infolge ihrer monophyletischen Abstammung (Siewing 1960).

Die folgenden Erörterungen basieren zum Teil auf Untersuchungen meiner Mitarbeiter, denen ich auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.[2]

Mandibulata

Mit Snodgrass kann der Mandibulatenkopf in zwei voneinander verschiedene Regionen unterteilt werden: Einen Teil, der die Mundwerkzeuge bis einschließlich der 2. Maxillen trägt und der als Gnathocephalon gekennzeichnet wird. An einem anderen, der davor liegt und als Procephalon bezeichnet wird, liegen als Hauptsinnesorgane die Facettenaugen, ferner als Extremitäten die ersten und zweiten Antennen, ebenfalls Träger verschiedener Sinnesorgane. Das Procephalon enthält das Komplexgehirn, im Gnathocephalon verschmelzen die Ganglien verbreitet zu einer Unterschlundmasse. Diskussionen über die das Gnathocephalon zusammensetzende Segmentzahl bestehen nur bei den Diplopoden. Größere Schwierigkeiten und damit Ursache zu bedeutenderen Kontro-

[2] Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

versen bietet das Procephalon, und zwar sowohl was die an ihm beteiligte Segmentzahl als auch die Abgrenzung des Acrons betrifft.

Da das Acron dem Annelidenprostomium homolog ist, müßte es bei den phylogenetischen Nachfahren wenigstens embryonal nachweisbar sein. Vergleicht man aber einmal den Bereich des Arthropodenkopfes, der diesem Körperpol in den verschiedenen Auffassungen eingeräumt wird, so ist er sehr verschieden umfangreich: Man findet fast alle Übergänge von der HOLMGREN-HANSTRÖM-SNODGRASSschen Theorie, die das Metamer der 1. Antennen noch mit in das Acron einbezieht, bis zu einer solchen etwa von ROONWALL, in welcher für das Acron gar kein Platz mehr verbleibt. Das Labrum wird dabei teils dem Acron zugerechnet, teils als Acron selbst angesprochen oder einem der Antennensegmente zugeteilt, wodurch die Zahl der Kombinationsmöglichkeiten bei der Theorienbildung zunimmt.

Es erhellt jedenfalls aus einer so außerordentlichen Variationsbreite der Auffassungen, daß gerade in diesem Bereich des Arthropodenkopfes noch große Unsicherheit besteht. Es ist deshalb zunächst anzustreben, das Acron gegenüber der segmentierten Region abzugrenzen. Dabei können zwei Wege eingeschlagen werden:

1. Eine positive Charakterisierung des Acrons.
2. Ein Ausschlußverfahren: Alles, was vor der Region echter Segmente liegt, ist Acron.

Zu 1. Eine positive Kennzeichnung des Acron muß ausgehen von den Gegebenheiten, wie sie bei den phylogenetischen Vorfahren der Arthropoden vorliegen: Das Prostomium kennzeichnet bei ihnen den Vorderpol des Körpers und trägt die Hauptsinnesorgane in Form der Augen; gegenüber dem Metastomium besteht eine Abgrenzung in Form einer Intersegmentalfurche; es ist unsegmentiert und enthält das Cerebralganglion, das wahrscheinlich primär ein Seh-Hirn war. Dieses Oberschlundganglion ist morphologisch als einheitliches, primär unsegmentiertes Ganglion aufzufassen; es beinhaltet keine metameren Ganglien. Embryonal geht das Prostomium aus der Episphäre der Trochophora hervor, es enthält daher primär kein Mesoderm aus den Mesoteloblasten. Hinter dem Prostomium liegt der Mund im ersten Metamer, dem Metastomium.

Von diesen positiven und begrenzenden Merkmalen sind nur wenige bei den Arthropoden erhalten. Am erwachsenen Tier sind die Verhältnisse durch Fusion, Reduktion und Verlagerungen sekundär so verändert, daß ursprüngliche Zustände kaum noch zu erkennen sind; es bleibt somit der vergleichenden Entwicklungsgeschichte überlassen, eine Abgrenzung des Prostomiums zu finden.

Folgende Merkmale aus der Mandibulatenontogenese stehen zur Abgrenzung des Acron zur Verfügung:

a) Besitz eines einheitlichen Ganglienpaares, das die Augen innerviert: Das Archicerebrum also, das dem Cerebralganglion der annelidenartigen Vorfahren homolog ist.

b) Eine Incisur, die das Acron gegenüber dem folgenden Metamer abgrenzt, fehlt. Aber die Lage des Mundes könnte — cum grano salis — mit dieser Grenze identifiziert werden, da der Mund bei den Anneliden — und wohl auch bei deren Vorfahren — unmittelbar hinter dem Prostomium im Metastomium liegt.

Zu a) Ein Ganglienpaar, das räumlich vor den anderen und von ihnen getrennt selbständig angelegt wird, ist bei einer Anzahl von Mandibulaten nachgewiesen worden. Es ist die Anlage des Ganglion opticum, die erst später mit den folgenden Ganglien in Verbindung tritt. Am klarsten liegen diese Verhältnisse bei *Gammarus*, *Palaemonetes* und *Heterotanais*, bei denen Weygoldt und Scholl die Gehirnentwicklung bis zur histologischen Differenzierung weiterverfolgen konnten. Ähnliches scheint bei Stomatopoden und Antennaten vorzuliegen (Abb. 1).

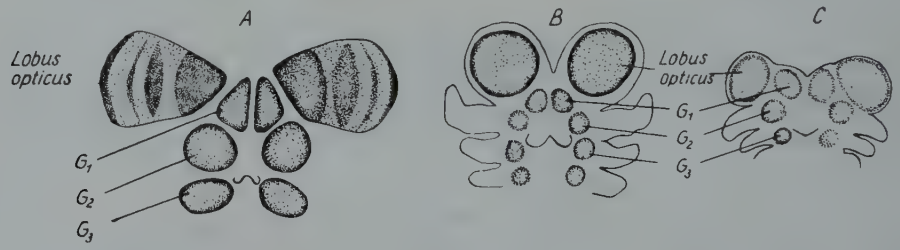


Abb. 1. Ontogenetische Anlage der Ganglien in Procephalon verschiedener Malacostraken: *Palaemonetes* (*A*), *Gammarus* (*B*) und *Heterotanais* (*C*) mit Lobus opticus (Archicerebrum), Prosocerebrum (Praeantennenganglion, G_1, Deutocerebrum (1. Antennenganglion, G_2) und Tritocerebrum (2. Antennenganglion, G_3). (Nach Weygoldt 1958, 1961, Scholl 1962)

Es ist also an der Mandibulatenkeimscheibe ein selbständiges, allen anderen vorgelagertes Ganglienpaar zu beobachten, das in unmittelbarem Zusammenhang mit der Bildung der Hauptaugen steht. Es mag zunächst zweifelhaft erscheinen, ob die Augen als so wichtiges Indiz angesprochen werden dürfen, da doch recht beträchtliche strukturelle Differenzen bestehen zwischen denen der Anneliden und denen der Arthropoden. Doch besteht bereits bei den Onychophoren, wie Pflugfelder (1948) gezeigt hat, diese Verbindung der vordersten Ganglienanlagen, die dem Archicerebrum der Euarthropoden identisch sein dürften, mit den einfachen Linsenaugen dieser Formen. Es darf deshalb wohl angenommen werden, daß trotz der strukturellen Differenzen der Augen selbst der Teil des Nervensystems, zu dem sie morphologisch gehören, bei Anneliden und Arthropoden homolog ist.

Es kann daher das Ganglion opticum der Mandibulaten als Homologon des Cerebralganglions aufgefaßt werden: es wird als Archicerebrum bezeichnet.

Zu b) Für die kaudale Begrenzung des Acrons bildet die Lage des Mundes nur einen Anhaltspunkt, keine klare Grenze. Das um so mehr, als eine Übersicht über Mandibulatenkeimscheiben zeigt, daß die Anlage des Mundes sehr verschieden im Gefügesystem lokalisiert sein kann (Abb. 2). Wenn hier von Mundöffnung die Rede ist, so ist damit die stomodaeale Einsenkung gemeint, die durch einen Invaginationsprozeß erfolgt, die jedoch oft früh durch die Oberlippe überdeckt und kompliziert wird.

Die ontogenetische Anlage dieser Mundöffnung variiert zwischen zwei Extremen. In einem Fall wird das Stomodaeum nahe der definitiven Position eingesenkt, im anderen Extrem jedoch zeigt es sich weit vorn, noch bedeutend vor der Region der 1. Antennen. Interessant sind insonderheit die letzteren Fälle, die man gar nicht selten realisiert findet (Abb. 2).

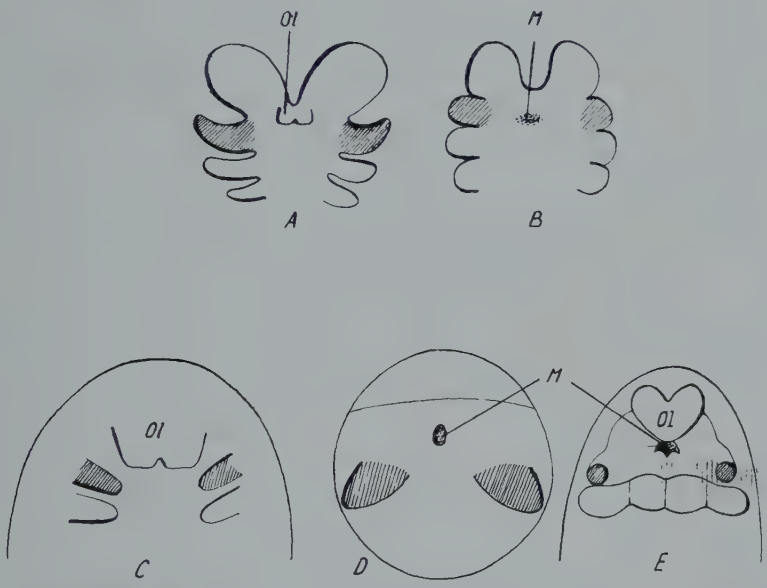


Abb. 2. Ontogenetische Anlage von Mund (*M*) und Oberlippe (*Ol*) bei verschiedenen Mandibulaten: *Gammarus* (*A*), *Nebalia* (*B*), *Archispirostreptus* (*C*), *Pauropus* (*D*) und *Pimpla* (*E*). Erste Antenne schraffiert. (Nach Weygoldt 1958, Manton 1960, Silvestri 1933, Tiegs 1947, Bronskill 1959)

Der Mund erfährt bei solchen Formen, bei denen er weit vorn angelegt wird, eine Rückwärtsverlagerung im Laufe der Ontogenese, ein Faktum, das ebenso wie die Position der Anlage selbst nur phylogenetisch interpretierbar ist, und zwar in dem Sinne, daß auch in der Phylogenie eine solche Rückwärtsverlagerung des Mundes stattgefunden hat. Demzufolge ist das Verhalten derjenigen Formen als ursprünglich anzusprechen, bei denen eine so weit frontale Anlage des Mundes stattfindet. Nur sie rekapitulieren ontogenetisch den phylogenetisch ursprünglichen Zustand.

Die Grenze zwischen Acron und 1. Metamer liegt aber sicher vor dem Mund. Will man diese Grenze direkt erfassen, so wird man nur von den Formen ausgehen können, bei denen der Mund am weitesten frontal angelegt wird. Bei einigen Crustaceen sowie etlichen Antennaten findet man diese Anlage in einer Region zwischen den Anlagen der optischen Loben und denen der 1. Antennen, in einer Region also, die, wie später noch zu zeigen sein wird, als Region des Präantennen-Segmentes aufgefaßt wird (Abb. 5, 6).

Die Grenze zwischen Acron und dem ersten Metamer kann demzufolge bei den oben genannten Formen direkt aus der Ontogenese abgelesen werden: Sie liegt unmittelbar vor der Anlage des Mundes. Bei Formen mit abgeleiteter Anlage des Mundes kann im Analogieschluß diese Grenze erschlossen werden. Bei den Mandibulaten verhält sich demzufolge in bezug auf seine Lage das Präantennensegment zum Acron wie bei den Anneliden das Metastomium zum Prostomium.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß das Acron ontogenetisch durchaus positiv charakterisierbar ist durch die Anlage der Augen und der sie innervierenden optischen Ganglien. Eine hintere Begrenzung ergibt sich durch die Anlage der Mundöffnung an jüngsten Keimscheiben.

Zu 2. Da das Acron kein Metamerist, muß nach dem Ausschlußverfahren alles, was frontal von der metameren Region liegt, als Acron aufgefaßt werden. Damit ist die Frage nach der Metamerie des Mandibulatenkopfes gestellt, und zwar zunächst nach der Metamerie des Procephalons.

Es erübrigt sich, den Segmentcharakter des Tritocephalon, des Metamers der 2. Antennen, zu erörtern. Darüber gibt es keine Diskussion mehr. Durch Ganglienpaare, deren Kommissur hinter dem Ösophagus verläuft, durch Mesodermsomiten, durch Extremitäten oder deren transitorische Anlage sowie durch ontogenetische Intersegmentalfurchen ist es hinreichend als Metamer gekennzeichnet und begrenzt.

Kontroversen ergeben sich jedoch bereits bei dem nach vorn folgenden Deutocephalon, dem Metamer der 1. Antennen. Nach der Holmgren-Hanströmschen Theorie, die jüngst (1960) von Snodgrass in modifizierter Form wieder vorgetragen worden ist, gehört dieser Abschnitt bereits zum Acron, die 1. Antennen sind den Palpen der Polychaeten homolog. Gegen diese Auffassung sind schon von Fahlander (1938), später durch die Untersuchungen von Tiegs (1941, 1947), aber auch der von Manton (1949) schwerwiegende Bedenken erhoben worden. Es sei zunächst festgestellt, daß die charakteristischen Strukturen eines Metamers auch im Deutocephalon vorhanden sind: Es ist ein Mesoderm-Somitenpaar vorhanden, das die hier gleichfalls vorhandenen Extremitäten mit Muskulatur versorgt, es ist ein Ganglienpaar vorhanden, das oft hinter der Mundöffnung angelegt wird, und alle diese Organe entstehen in gleicher serialer Übereinstimmung mit den folgenden Segmenten. Lediglich die Kommissur der Ganglien liegt präoral. Das ist immer wieder als Argument dafür verwendet worden, daß dieses Ganglienpaar phylogenetisch ursprünglich auch eine präorale Lage innegehabt habe, das somit dem Komplex des Archicerebrum (= Cerebralganglion) angehöre.

Die Beobachtung der Ontogenesen zeigt jedoch (vgl. S. 435 und Abb. 2), daß die Lage des Mundes kein geeignetes Bezugssystem ist, das zur Entscheidung der Frage herangezogen werden könnte, was auch phylogenetisch ursprünglich präoral oder postoral lag. Ferner kann bei einer Anzahl von Formen aus verschiedenen Gruppen der Mandibulaten eine Anlage des Mundes beobachtet werden, die vor der definitiven Position liegt; nicht selten liegt sie sogar vor den Gan-

glien- und Extremitätenanlagen der 1. Antennen. Die Kommissuren jedoch aller der Ganglien, die in der Region erscheinen, die von der Mundöffnung durchwandert wird, bilden die Kommissuren erst dann aus, wenn die ontogenetische Verlagerung der Mundöffnung vorüber oder doch nahezu abgeschlossen ist. So ist eine präorale Kommissur die kürzeste Verbindung der beiden Partner des Deutocerebralganglienpaares.

Man kann die Annahme einer phylogenetisch ursprünglich postoralen Position eines Ganglions meines Erachtens nicht davon abhängig machen, daß es eine Subösophagealkommissur besitzt. Wir sind deshalb der Auffassung, daß auch das Deutocephalon ein Metamer ist.

Aber auch das Deutocephalon ist offenbar nicht das vorderste Metamer. Ausgehend von verschiedenen Indizien wurde ein Abschnitt erschlossen, der unter verschiedenen Namen in der Literatur kursiert. In Anlehnung an WEBER (1952) nenne ich ihn Prosocephalon oder Präantennensegment. War der Nachweis noch relativ leicht zu erbringen, daß die zweiten und auch die ersten Antennen zu einem Metamer gehören, so stößt der Nachweis des Prosocephalon als Segment auf Schwierigkeiten und damit auf verbreitete Skepsis oder Ablehnung. Es sind hier zunächst die Indizien zu prüfen, die zur Postulierung eines solchen Metamers geführt haben.

Schon 1901 fand HEYMONS bei seinen Untersuchungen an *Scolopender*-Embryonen Mesodermsomit und Ganglion für diesen Kopfabschnitt, das Präantennensegment, so daß nunmehr drei Segmente im Procephalon enthalten waren. In der Folgezeit wurde noch ein weiterer Mesodermblock gefunden, und zwar durch WIESMANN bei *Carausius* in der Oberlippe; der Autor zögerte nicht, ihm ein weiteres, nunmehr viertes procephales Metamer zuzuordnen. So ist es kaum verwunderlich, daß der Streit um die Segmentzahl im Procephalon allmählich das Problem diskreditierte.

Die Sichtung der vorliegenden Befunde, vor allem der von WEYGOLDT und SCHOLL, lassen jedoch eine einheitliche Deutung dieser verschiedenen Mesodermteile zu. Zunächst aber gibt es gar keinen Zweifel, daß frontal vom Mesoderm des Deutocephalon noch weiteres Mesoderm vorhanden ist. Das geht aus so vielen Untersuchungen hervor, daß ein Irrtum völlig ausgeschlossen ist. Es erhebt sich aber die Frage, welche Kriterien dafür geltend gemacht werden können, daß es sich bei diesem Mesodermbezirk in der Tat um das — allerdings sehr umfangreiche — Rudiment eines Somiten handelt. Unter Anwendung der Homologiekriterien ist festzustellen: Handelt es sich bei dem allgemein als präantennales und labrales Mesoderm bezeichneten Mesodermmaterial um Strukturen, die den voraufgegangenen Somiten homonom sind oder nicht?

Bei der Erörterung der strukturellen Qualität des präantennalen Mesoderms wird hier nicht die Struktur auf irgendeinem bestimmten Stadium der Entwicklung verstanden. Eine Identifizierung der Stadien bei allen Mandibulatengruppen ist ohnehin ganz ausgeschlossen, schon auf Grund der vielen Heterochronien. Vielmehr wird hier unter Struktur der Gesamtprozeß der Ontogenese dieses Materials verstanden, von der Entstehung bis zur Organdifferenzierung.

Bei der ontogenetischen Entstehung des präantennalen Mesoderms können zwei ganz verschiedene Bildungsmodi unterschieden werden:

1. Als frontale Fortsetzung eines Mesodermstreifenpaares, das sich vom Differenzierungszentrum oder der Urmundregion über die Region der 1. Antennen hinaus nach vorn schiebt. Dieser Modus ist weit verbreitet bei Antennaten und einigen Malacostraken.

2. Als immigrierendes Material der Kopfkeimscheibe, zunächst völlig unabhängig von den Mesodermstreifen der Kopfkeimscheibe, die hier nur bis zur 1. Antenne reichen. Dieser Modus kommt bei nur einer Reihe von Malacostraken vor (Abb. 3).

Abb. 3. Ontogenetische Anlage des Praeantennenmesoderms (*Pm*) unabhängig vom übrigen nauplialen Mesoderm (*A*) und seine spätere Verbindung mit dem übrigen nauplialen Mesoderm (*B*) bei *Hemimysis*. (Nach Manton 1960)

Trotz dieser zuletzt genannten, völlig andersartigen Bildung zeigt sich, daß im Laufe der Weiterentwicklung dieses Keimscheibenmaterial nach seiner Versenkung ins Innere dann doch später eine mehr oder weniger enge Verbindung aufnimmt mit dem von hinten nach vorn wachsenden Mesodermstreifen (Abb. 3 B). Damit kann auch in diesen Fällen die morphologische Einheit mit dem konventionell gebildeten Mesodermstreifen bejaht werden im Sinne einer Mehrphasigkeit, die bei morphogenetischen Prozessen mehrfach beobachtet werden kann, und die, wie früher gezeigt werden konnte, im vorliegenden Fall interessante Parallelen zu dem ontogenetischen Verhalten der Neuralleiste bei Wirbeltieren erkennen lassen (Siewing 1960).

Bedeutende Übereinstimmungen dieses Präantennenmesoderms ergeben sich in der Weiterentwicklung, und zwar ist es dabei gleichgültig, wie das Mesoderm ontogenetisch primär entstanden ist. Das zeigt ein Vergleich von *Gammarus*, bei dem das Präantennenmesoderm vom Kopflappen immigriert (Weygoldt 1958), mit *Heterotanais*, bei der es in Fortsetzung des Keimstreifens gebildet wird (Scholl 1962) (Abb. 4).

Folgende Organe entwickeln sich aus dem Präantennenmesoderm: a) Die Aorta anterior und deren Zweige im Gehirn, b) die Muskulatur des Vorderdarms und c) die Muskulatur der Oberlippe. Einige Zellen gehen zu dem manchmal vorhandenen Dorsalorgan. Dementsprechend teilt sich der präantennale Mesodermblock alsbald: Einer wächst medioventralwärts und erreicht die Oberlippe.

Ein weiterer geht daran vorbei und kann bis hinter das Stomodaeum vordringen und etwa bei Crustaceen die Kaumagenmuskulatur bilden, und ein dritter wächst nach oben und bildet die Aorta. Bei diesen Prozessen kann das Zellenmaterial im Zusammenhang bleiben, es kann sich aber vorübergehend auch in Einzelzellen auflösen.

Die entstehenden Muskeln liegen an zweifellos homologen Körperteilen oder Organen; auch die Aorta ist bei allen Mandibulaten als Homologon anzusprechen. Ausgehend von meist gleichartiger Entstehung werden somit im Laufe außerordentlich ähnlicher ontogenetischer Prozesse homologe Organe und Strukturen gebildet.

Diese hier in großen Zügen geschilderten Vorgänge dürften nicht auf die Crustaceen beschränkt sein, sondern sich auch bei Antennaten nachweisen lassen. Abweichungen ergeben sich natürlich im Detail. So kann an der Bildung der Aorta Zellenmaterial des 1. Antennensomiten teilnehmen oder es kann die Aorta nur von diesem Antennenmesoderm gebildet werden. Das alles sind Abänderungen eines Typus, bei dem wahrscheinlich alle Kopfsegmente quantitativ mehr oder weniger gleichmäßig an der Gefäßbildung teilhatten.

Im Zusammenhang mit einer solchen differenzierten Bildungsweise kann aber auch der quantitativ verschiedene Anteil der Aorta-Anlage oder der Muskelanlage am Gesamtmesoderm des Präantennensegments verstanden werden. Wird nämlich die Aorta vorwiegend oder ganz vom Antennenmesoderm gebildet, dann tritt der präantennale Anteil zurück, so daß in solchen Fällen nur noch der labrale und stomodaeale Anteil erhalten bleiben kann, wie das vor allem bei Insekten der Fall sei. Dabei wäre noch die Frage zu klären, ob nicht in diesen Fällen der präantennale Aortenteil im Antennenmesoderm zurückblieb.

Die Entwicklung des präantennalen Mesoderms in drei Richtungen: 1. Zur Bildung stomodaealer Muskulatur, 2. von labraler Muskulatur und 3. von spezifischen Gefäßen läßt einige Diskrepanzen in neuem Licht erscheinen. WIESMANN (1926) hatte seinerzeit für präantennales und Oberlippenmesoderm je ein eigenes Segment postuliert. Hier hat sich jedoch zeigen lassen, daß bei Crustaceen verbreitet beide Anlagen aus gleichen ontogenetischen Prozessen hervorgehen. Damit wird es ganz unwahrscheinlich, daß präantennales und labrales Mesoderm zu verschiedenen Metameren gehören: Sie sind Teile desselben Segmentes.

Es ergibt sich aber noch eine weitere Übereinstimmung des Präantennenmesoderms mit dem Verhalten des Mesoderms in typischen Segmenten: Da Perikardialseptum und Intersegmentalmuskulatur im Kopf fehlen, bleiben im Präantennenmesoderm drei auch für Rumpfsegmente recht typische mesodermale Anlagebezirke erhalten: Ein gefäßbildender Teil, ein die Darmmuskulatur liefernder Teil und das labrale Mesoderm, das gewisse Übereinstimmungen mit dem Mesoderm typischer Metamere zeigt, das die Extremitäten-Muskulatur liefert. Dabei muß zunächst die Frage offenbleiben, ob das Labrum tatsächlich aus Extremitäten hervorgegangen ist oder doch Teile von Extremitäten enthält.

Zur strukturellen Qualität des Präantennenmesoderms gehört auch das Vorhandensein oder Fehlen von Coelomhöhlen. Bei Crustaceen ist ein Coelom im Kopfmesoderm überhaupt selten beobachtet worden. Jedoch scheint es sich im

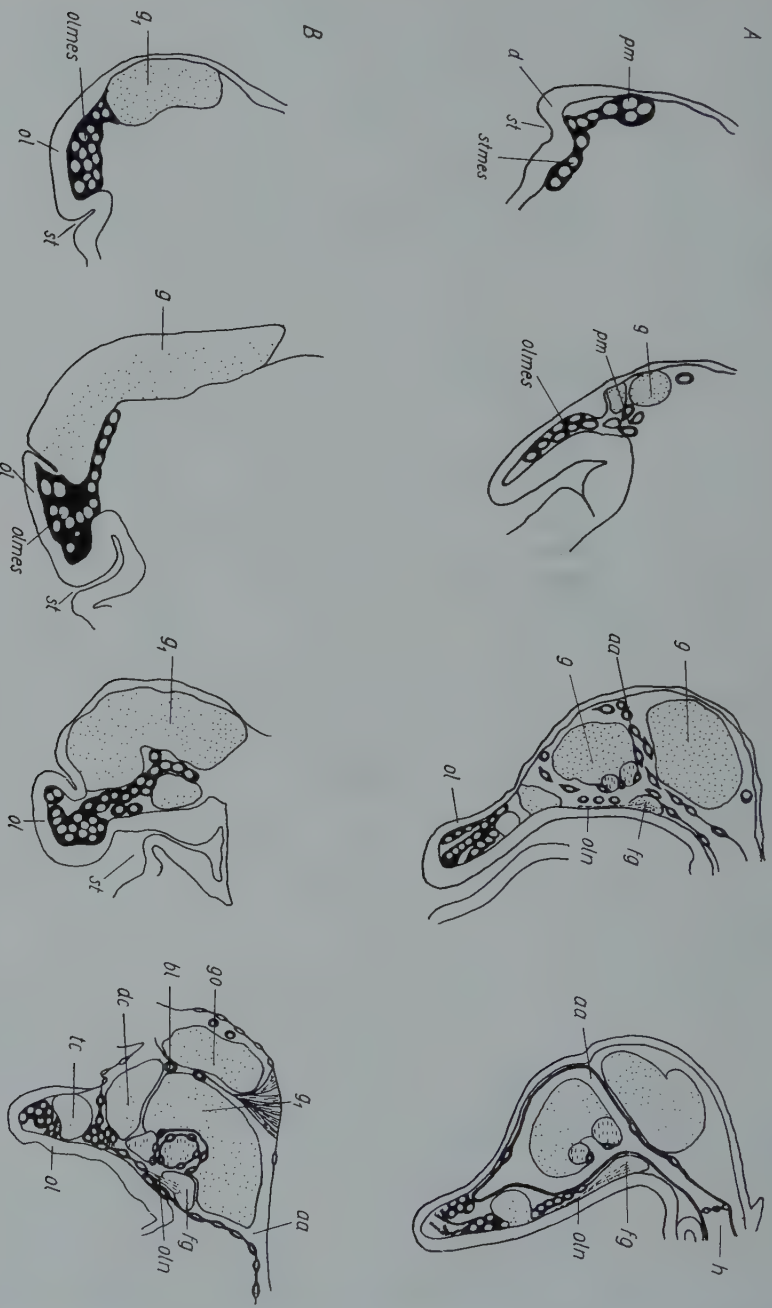


Abb. 4. Ontogenetische Entwicklung des Praeantennenmesoderms (schwarz) bei *Gammarus* (*A*) und *Heterotanais* (*B*) und seine Differenzierung in stomodaeales Mesoderm (*stm*), Oberlippenmesoderm (*olmes*) und Aorta anterior (*aa*). G_1-Praeantennenganglion. *Ol* = Oberlippe, *St* = Stomodaeum. (Nach Weygoldt 1958, Scholl 1962)

Präantennensegment besser zu erhalten als in den folgenden, wie die Befunde bei *Hemimysis, Caridina, Gammarus* und *Palaemonetes* zeigen. Bei ursprünglichen Antennatengruppen dagegen zeigen auch die folgenden Segmente nicht selten Coelom (*Hanseniella* und *Pauropus* TIEGS. *Carausius* WIESMANN u. a.). Das Erhaltenbleiben dieser Coelomhöhlen bzw. seine vergleichsweise oft größere Mesodermmasse kann vielleicht mit der weit umfangreicheren prospektiven Bedeutung des Präantennenmesoderms im Vergleich mit den folgenden Metameren des Procephalon verstanden werden: Letztere liefern ja im wesentlichen nur Extremitätenmuskeln und eventuell Nephridien.

Die Selbständigkeit des Präantennenmesoderms wird manchmal bestritten mit dem Hinweis auf die Tatsache, es sei lediglich ein Auswuchs, also ein nicht selbständiger Anhang des Mesoderms des 1. Antennensegmentes (z. B. SNODGRASS s. Seiten 462—463). Ein ebensolcher Zusammenhang besteht aber oft auch zwischen den Somiten, die anerkanntermaßen zu Metameren gehören. So existiert z. B. zwischen den Coelomhöhlen des Intercalarsegmentes, des Mandibel- und der Maxillensegmente bei *Hanseniella* ontogenetisch zunächst eine sogar offene Verbindung (TIEGS 1941). Auch zwischen den Mesodermsomiten des Naupliusmesoderms ist ein solcher Zusammenhang — allerdings ohne Coelom — bei Malacostraken ganz deutlich. In gewissem Maße kann auch die Tatsache, daß das präantennale Mesoderm unabhängig vom Mesodermstreifen des Kopfes von der Kopflappenoberfläche immigriert und sich dem konventionell gebildeten Mesoderm manchmal erst sekundär anschließt (Abb. 3), als Hinweis auf eine Selbständigkeit des Präantennenmesoderms gewertet werden.

Andererseits wird man bei der Deutung des Präantennenmesoderms berücksichtigen müssen, daß es zum ältesten cephalisierten Körperabschnitt gehört; es müssen deshalb Abweichungen von der Norm von vornherein ins Auge gefaßt werden, die nicht zuletzt auch auf die Lage des Mundes in diesem Segment zurückzuführen sein dürften.

Wenn das Homologiekriterium der Lage bei der Homonomie-Feststellung nicht voll zur Anwendung gebracht werden kann, so ist doch festzustellen, daß das präantennale Mesoderm in serialer Ordnung mit den nach ihm folgenden Somiten entsteht. Abweichungen bei Malacostraken (s. Seite 438) können im Sinne einer Deviation (initiale Defferenz) als mehrphasige morphogenetische Prozesse gedeutet werden.

Es kann aber dieses Kriterium der Lage auch direkt zur Anwendung gebracht werden, und zwar zusammen mit dem Kriterium der Struktur: Beim Vergleich dieser Verhältnisse bei den Arthropoden mit denen bei den Anneliden: Wenn das Präantennensegment das erste Segment hinter dem Acron ist, so stimmt es in dieser Lage mit dem Metastomium der Anneliden überein. Die Entwicklung des Mesoderms in diesem ersten Metamer der Anneliden zeigt nun beachtliche Ähnlichkeit mit der des Präantennenmesoderms. Es zeigt sich, daß das Mesoderm des Metastomiums den Vorderdarm umwächst und seine Muskulatur sowie das über dem Schlund liegende Gefäß bildet. Dieses Mesoderm ist nicht identisch mit dem sog. prostomialen Mesoderm (das besser als Mesenchym

bezeichnet würde), denn es wurde nicht vom Kopflappen gebildet, sondern von Urmesodermzellen.

Das Mesoderm des Metastomiums der Anneliden zeigt also beachtenswerte Übereinstimmungen mit dem präantennalen Mesoderm der Arthropoden. Es mag der Wert dieser Übereinstimmungen dadurch gemindert erscheinen, daß sie im Zusammenhang stehen mit der Lage des Vorderdarmkomplexes. Immerhin ist aber dieser Vorderdarm bei allen Artikulaten homolog. Es muß demzufolge phylogenetisch ursprünglich sowohl bei Arthropoden als auch bei Anneliden eine übereinstimmende Lage akzeptiert werden. Wenn sich an einem solchen im Gefügesystem gleichgelagerten, zweifellos homologen Darmabschnitt außerdem noch das Mesoderm des Segmentes übereinstimmend verhält, in welchem dieser Darmabschnitt liegt, so ist das eine Identität, die zu beachten ist. Wir erachten sie als bedeutsamen Hinweis auf die Homologie von Prosocephalon und Metastomium.

Die Bedeutung des Mesoderms bzw. Coeloms als Indiz für eine Körpergliederung wird verschieden eingeschätzt (vgl. IVANOV 1928, MANTON 1949). Allgemein kann man aber bei gegliederten Tieren konstatieren, daß das Mesoderm auch dann noch ontogenetisch ursprüngliche Züge erkennen läßt, wenn der adulte Organismus radikal abgeändert ist. Das demonstrieren besonders eindringlich die Echinodermata. Auch bei den Artikulaten wird die Mesodermstreifenmetamerie recht allgemein als Indiz für — etwa am Körperende oder interkalar — ausgefallene Segmente akzeptiert. Es kann deshalb das Mesoderm der präantennalen Region als Indiz für das ursprüngliche Vorhandensein eines Metameres zwischen Acron und 1. Antennensegment aufgefaßt werden.

Sicher wäre es nur ein Teilbeweis, wenn die Identifikation dieses präantennalen Abschnittes mit einem Metamer nur auf Grund des Mesoderms und der Lage des Mundes vorgenommen werden könnte. Weitere Indizien auf Grund segmentaler Organe sind wünschenswert. Eine bedeutende Rolle spielt dabei das Nervensystem. Es sind schon früher (HEYMONS u. a.) Präantennenganglien beschrieben worden. Doch erfolgte die Identifikation als solche nur auf Grund der Reihenfolge dieser Ganglien rein durch Abzählen: über die spätere Entwicklung und die histologische Differenzierung war nichts Sicheres bekannt. Doch erscheint die Erfüllung der Forderung nach Kenntnis des Gesamtablaufes der Entwicklung solcher Strukturen unerläßlich, da nur dann eine sichere Homologisierung solcher ontogenetischer Strukturen gewährleistet ist. Neuerdings haben WEYGOLDT (1958, 1960) und SCHOLL (1960) die Anlage und die Weiterentwicklung bis zur histologischen Differenzierung von Ganglien verfolgt, die in der präantennalen Region auftreten (Abb. 1, 5): Ontogenetisch zeigt sich auf einer sehr jungen Keimscheibe (Abb. 5 A), daß zwischen den Anlagen der optischen Ganglien und denen der 1. Antennenganglien noch ein zunächst selbständiges Ganglienpaar vorhanden ist (G_1), das in serialer Reihenfolge mit den genannten Ganglien auftritt. Wie aus den Abbildungen einiger Autoren hervorgeht ist bei manchen Malacostraken (Stomotopoda SHIINO, KOMAI) solch ein Ganglienpaar ebenfalls vorhanden. Auch bei *Carausius, Locusta* und anderen Insekten scheint es vorzukommen und wird bei ihnen als Protocerebrum s. str. gekenn-

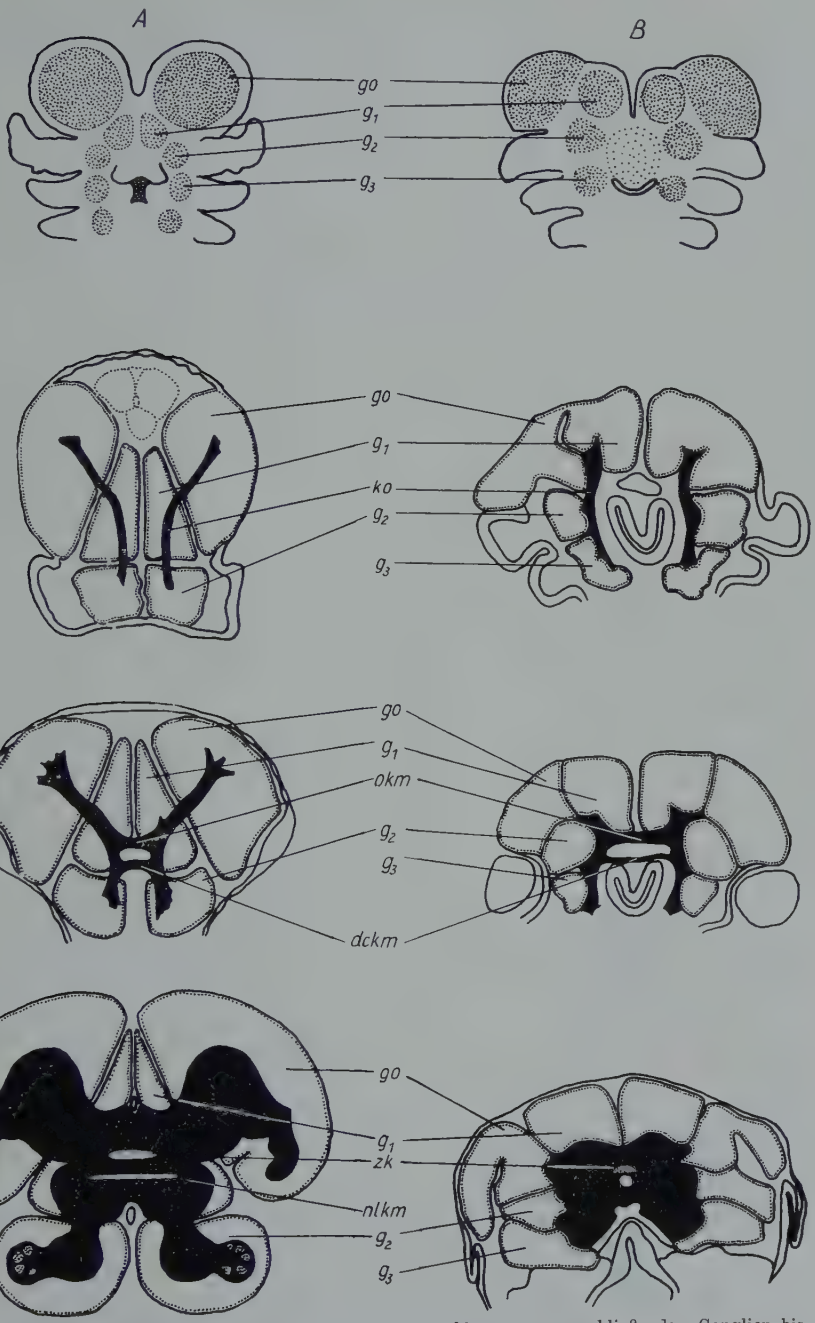


Abb. 5. Ontogenetische Entwicklung der sich zum Komplexgehirn zusammenschließenden Ganglien bis zur histologischen Differenzierung bei *Gammarus* (*A*) und *Heterotanais* (*B*). Im Bereich des Praeantennenganglions (G_1) entstehen Zentralkörper (*Zk*), Nebenlappen und deren Kommissur (*nlkm*). *Go* = Lobus opticus; G_2 = Deutocerebrum; G_3 = Tritocerebrum; *ko* = Konnektive; *okm* = Oberschlundkommissur; *dckm* = Deutocerebralkommissur. Neuropilem schwarz. (Nach Weygoldt 1958, Scholl 1962, schematisiert)

zeichnet. Seine Natur wird zur Zeit untersucht, um seine genaue Zusammensetzung kennenzulernen. Dieses zwischen dem Archicerebrum und dem Deutocerebrum eingeschaltete Ganglion stimmt in seiner Lage mit dem präantennalen Mesoderm überein (Abb. 6).

Von besonderer Bedeutung für diese Diskussion ist die Kenntnis der Weiterentwicklung dieses Ganglienpaares (Abb. 5): Es verschmilzt später vollkommen mit den optischen Ganglien zum Protocerebrum und es liefert ganz charakteristische histologische Strukturen: Die Nebenlappen mit der Nebenlappenkommissur, die Protocerebralbrücke und den Zentralkörper. Es sind das Differenzierungen, die nicht nur für das Mandibulatengehirn charakteristisch sind, sondern die ganz allgemein im Arthropodengehirn gefunden werden.

Wir fassen dieses Ganglion als Präantennenganglion oder Prosocerebrum auf. Seine Homologie mit den ähnlich bezeichneten Ganglienanlagen etwa bei *Scolopender* (Heymons 1901), *Pauropus* und *Hanseniella* (Tiegs 1941, 1947) ist vorerst unsicher.

Es mag vielleicht unverständlich erscheinen, daß diese histologischen Strukturen nicht eigenständige Bildungen des Urhirns sind. Fest steht indessen, daß bei den hochentwickelten Polychaetengehirnen weder für den Zentralkörper noch für die Protocerebralbrücke homologe Strukturen existieren (vgl. Hanström 1928). Sie sind spezifische Elemente des Komplexgehirns der Arthropoden, die bereits bei den Onychophoren vorhanden sind (Hanström 1935). Ihre ontogene-

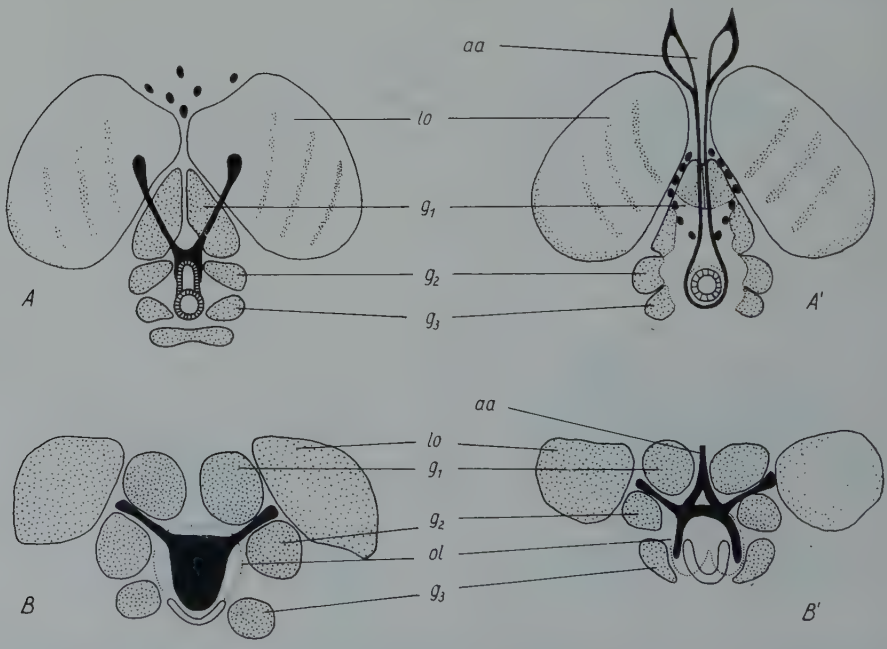


Abb. 6. Lage des Praeantennenmesoderms (schwarz) und der Praeantennenganglien (G_1) im Gefügesystem einer Keimscheibe von *Palaemonetes* (*A*) und *Heterotanais* (*B*) und deren Weiterentwicklung (*A'* bzw. *B'*). (Nach Weygoldt 1961, Scholl 1962)

tische Entwicklung zeigt bei den genannten Formen, daß sie dem ersten cephalisierten Ganglienpaar entstammen. Bei Decapoden (WEYGOLDT 1960), aber auch etwa bei *Limulus* (JOHANNSSON 1933, vgl. S. 453) treten an dieses Ganglienpaar sogar die Nerven für die Median- bzw. Naupliusaugen heran.

Unsere bisherigen Befunde machen es überaus wahrscheinlich, daß es sich beim Protocerebrum der Mandibulaten nicht um ein einheitliches Ganglion handelt, sondern das es zusammengesetzt ist aus dem Archicerebrum und einem metameren Ganglion, dem Prosocerebrum.

Ein Vergleich mit Anneliden zeigt, daß auch bei ihnen eine sehr deutliche Tendenz besteht, das Metastomialganglion zu cephalisieren. Bei der Eunicide *Hyalinöcia* fehlen diese Ganglien; Muskeln in dieser Region werden vom Cerebralganglion aus innerviert, ein Beispiel weit fortgeschrittener Cephalisation (v. HAFFNER 1959). Allerdings darf nicht übersehen werden, daß hierin ein zu den Vorgängen bei den Arthropoden durchaus unabhängiger Prozeß zu erblicken ist, wie v. HAFFNER betont hat. Weniger weit fortgeschritten findet man diesen Vorgang bei Polychaeten verbreitet.

Diese bei den Polychaeten sicher unabhängige Cephalisation führt nicht zu solch hochentwickelten Assoziationszentren, wie sie bei den Arthropoden vorhanden sind, und die die Grundlage der hohen sinnes- und verhaltensphysiologischen Leistungen dieser Gruppe bilden. Zwar findet man bereits bei den Anneliden psychische Leistungen, die sogar als Lernvermögen ausgeprägt sein können; aber die Zentren dieser Leistungen liegen bei ihnen offenbar nicht im Gehirn, sondern im Unterschlundganglion (Oligochaeten) bzw. im Bauchmark (Polychaeten). Das Cerebralganglion enthält bei ihnen Zentren für Sinneswahrnehmungen sowie ein Hemmungszentrum (v. BUDDENBROCK). Damit geht auch aus physiologischen Untersuchungen hervor, daß die Cephalisation und die damit verbundene Zentralisation bei Arthropoden und Anneliden verschiedene Wege gegangen ist.

Als drittes Indiz für die Homonomie des Präantennensegmentes sind einige Male Extremitätenstummel angegeben worden. Die Zahl der Angaben ist gering (HEYMONS, WIESMANN u. a.). Aber nur die geringe Zahl der Angaben allein berechtigt sicher nicht, ihre Existenz zu bezweifeln, und es ist allgemein ein schwieriges Unterfangen, die Nicht-Existenz einer Struktur nachzuweisen, deren Existenz erst einmal behauptet worden ist, noch dazu von so namhaften Forschern.

Die Abbildung 7 C, D, zeigt, wie klein und wie verschieden lokalisiert diese Extremitätenrudimente selbst bei nahe verwandten Gruppen sind. Ganz besonders aber die Abbildung von HEYMONS (C) stimmt mit der von DOHLE (B) und SILVESTRI (A) überein. Aber bei SILVESTRI und DOHLE handelt es sich um die Anlage des Gehirns, während HEYMONS die ganz ähnlichen Strukturen als Extremitätenrudimente deutet.

Die Interpretation dieser Strukturen ist also mit so großen Unsicherheiten belastet, daß ihre Existenz vorerst durchaus nicht als bewiesen gelten kann.

Intersegmentalfurchen fehlen embryonal überall. Sie dürfen in diesem recht extrem abgeänderten Bereich auch vielleicht kaum erwartet werden.

Eine bedeutende Rolle in der Diskussion über den Arthropodenkopf spielt das Labrum, eine Hautfalte, die die vordere Begrenzung des Mundvorraumes bildet und in deren Lumen eine teilweise komplizierte Muskulatur vorhanden sein kann. Es gibt kaum einen Abschnitt des Procephalon, dem das Labrum noch

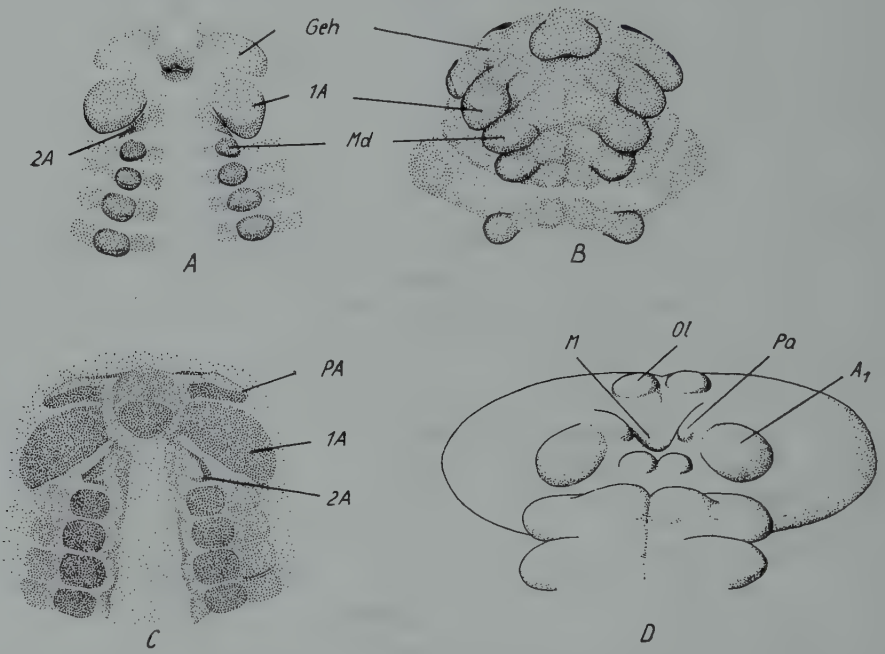


Abb. 7. „Praeantennale Extremitätenknospen" an Keimscheiben von *Scolopender* (*C*) und *Carausinus* (*D*) im Vergleich zu solchen von *Scolopendra* (*A*) und *Glomeris* (*B*). *PA* = die von Heymons und Wiesmann als Praeantennenextremitäten gedeuteten Strukturen, die sich jedoch bei *Scolopendra* (*A*) und *Glomeris* (*B*) zum Gehirn (Geh.) weiterentwickeln. Nach Silvestri 1933, Dohle 1963, Heymons 1901, Wiesmann 1926)

nicht zugeordnet worden wäre. In jüngster Zeit hat Butt es zum Tritocephalon geschlagen, und zwar als dessen Extremitäten oder Teile derselben. Snodgrass identifiziert es mit dem Prostomium. Es sind zwei Fragen zu klären:

1. Zu welchem Körperabschnitt bzw. Metamer gehört das Labrum?
2. Ist es aus Extremitäten und deren Teilen zusammengesetzt?

Die ontogenetische Anlage des Labrums bei verschiedenen Formen (Abb. 2) weist darauf hin, daß die Oberlippe phylogenetisch ursprünglich — wie der Mund, zu dem sie in direkter Lagebeziehung steht — in einem Bereich lokalisiert gewesen sein muß, der vor dem Segment der 1. Antennen lag. Weiterhin deutet die Tatsache, daß das regelmäßig vorhandene Mesoderm der Oberlippe aus dem Komplex des präantennalen Mesoderms hervorgeht, auf die Zugehörigkeit zum Bereich des präantennalen Metamers hin.

Zeitlich danach kann nochmals Mesoderm in die Oberlippe gelangen, und zwar aus den Segmenten, die vom Labrum im Laufe seiner ontogenetischen Verlagerung durchwandert werden. Doch erfolgt diese Immigration aus dem 2. An-

tennensegment erst nach der Verlagerung der Oberlippe (*Artemia* DAHL 1956, *Hanseniella* TIEGS 1941). Außer diesem gelangt bei *Hanseniella* offenbar auch noch Mesoderm des 1. Antennensegments in das Labrum hinein. In diesen Fällen ist jedoch der Teil des Labralmesoderms, der vom präantennalen Mesoderm stammt, stets zuerst vorhanden.

Unabhängig von der Entscheidung der segmentalen Zugehörigkeit ist die Frage, ob das Labrum ganz oder teilweise aus Extremitäten oder deren Teilen besteht. Seine Mesodermversorgung zeigt gewisse Ähnlichkeit mit der echter Extremitäten. Zahlreiche Autoren haben gezeigt, daß das Labrum primär aus paarigen Anlagen entstehen kann, die erst sekundär miteinander verschmelzen. Es kann allerdings nicht übersehen werden, daß ebenfalls recht häufig eine unpaare Anlage beschrieben worden ist. Auch die Tatsache, daß die paarigen Oberlippenanlagen medial, Extremitätenknospen jedoch lateral vom Nervensystem angelegt werden, kann gegen eine Extremitätennatur des Labrums ins Feld geführt werden.

Bei der Theorienbildung über den Arthropodenkopf nimmt das Frontalganglion (Antennata) oder Ganglion oesophagei (Crustacea) eine besondere Stellung ein. Es liegt in oder nahe der Oberlippe, und seine Deutung schwankt zwischen der als Archicerebrum (CHAUDONNERET, SNODGRASS) oder als Teil des stomatogastrischen Nervensystems (HANSTRÖM, WIGGLESWORTH, WEBER). Da es einerseits die Oberlippe innerviert, andererseits mit dem Tritocerebrum verbunden ist, wird es zur Erhärtung der Auffassung angeführt, daß das Labrum zum Tritocerebrum gehöre (BUTT). Dabei wird die Verbindung zwischen Frontalganglion und dem vorderen stomatogastrischen Nervensystem als bedeutungslos erachtet.

Die ontogenetische Entstehung des betreffenden Ganglions weicht bedeutend von der der anderen Ganglien ab: Es wird sehr einheitlich in der Vorderwand des Stomodaeums gebildet, und zwar übereinstimmend mit dem zum stomatogastrischen Nervensystem gehörenden Hypocerebralganglion bzw. Ganglion ventriculi. Es zeigt auch zeitlich nicht selten Differenzen im Auftreten gegenüber den Bauchganglien. So wird denn auch meist dieser Ganglienknoten zum stomatogastrischen Nervensystem gerechnet.

Interessanterweise bestehen keine Nervenverbindungen mehr zwischen dem phylogenetischen Ursprungsgebiet und der Oberlippe, wenn man nicht den Nervus procurrens als solche auffassen will. Da jedoch das Labrum sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit den ernährungsphysiologischen Gegebenheiten entstanden ist (s. S. 457), dürfte der Zusammenhang des Frontalganglions mit dem stomatogastrischen Nervensystem leicht verständlich sein.

Die bisher getroffenen Erörterungen lassen sich wie folgt zusammenfassen: Vergleichend anatomische und ontogenetische Befunde machen es überaus wahrscheinlich, daß die sog. präantennalen Strukturen als Indizien für das Vorhandensein eines Metamers gelten können, das den folgenden homonom, in seiner Definitivstruktur jedoch stark abgeändert ist. Dieses als Prosocephalon bezeichnete Metamer liegt primär zwischen dem Acron und dem Deutocephalon. Es ist gekennzeichnet durch

1. die Lage des Stomodaeums auf frühembryonalen Stadien,
2. die Lage der Oberlippe,
3. ein Paar Mesodermsomite, welche Aorta, Stomodaeal- und Labralmuskulatur liefern,

und in lagemäßiger Übereinstimmung

4. ein Paar Ganglien, aus denen Nebenlappen (Ventralkörper) und deren Kommissur, Zentralkörper und Protocerebralbrücke entstehen.

Damit bildet das Prosocephalon mit seinen Strukturen umfangreiche und wesentliche Teile des vorderen Kopfabschnittes. Das Procephalon der Mandibulaten besteht aus dem Acron als unsegmentiertem, dem Prostomium homologen Abschnitt, und aus den Metameren Proso-, Deuto- und Tritocephalon. Das Prosocephalon ist dem Metastomium der Anneliden homolog.

Über die Zusammensetzung des Gnathocephalon gibt es bei der überwiegenden Mehrzahl der Mandibulaten keine Diskussion: Es besteht aus den Metameren der Mandibel und der beiden Maxillen. Lediglich in einigen wenigen Fällen, in denen die zweite Maxille fehlt, schien diese Grenze problematisch zu sein. Das galt vor allem für die Diplopoden. Aber auch in diesem Fall konnte nunmehr durch DOHLE bei *Glomeris* gezeigt werden, daß zwar die Extremitäten in diesem Segment fehlen, daß jedoch Mesoderm-Somit und Ganglienpaar dieses Metamers embryonal noch vorhanden sind. Das Gnathochilarium besteht also nur aus den ersten Maxillen (vgl. auch FECHTER 1962). Das Collum besitzt ein eigenes Mesoderm (Abb. 8).

Abweichende Verhältnisse liegen in diesem Punkt nur bei den Pauropoden vor, bei denen TIEGS (1947) fand, daß das Metamer der 2. Maxillen nicht in der Kopfkapsel liegt. Ob es spurlos verschwunden, ontogenetisch also nicht mehr nachweisbar ist, oder ob es sekundär aus dem Verbande des Kopfes wieder ausgetreten ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Sicher aber reicht das Tatsachenmaterial nicht aus, um eine Gruppe Dignatha zu konstituieren, die mehr als rein taxionomischen Wert hat. Für die Diplopoden muß nach den Befunden DOHLEs angenommen werden, daß die Dignathie sekundär durch Reduktion der entsprechenden Extremitäten erreicht worden ist, daß bei ihnen also nicht Dignathie, sondern Trignathie der ursprünglichere Zustand war.

Für die Existenz eines Superlingualsegmentes (CHAUDONNERET) bestehen vorerst nicht genügend stichhaltige Anhaltspunkte.

Auf Grund der hier dargelegten Befunde komme ich somit zu der Auffassung, daß der Kopf der Mandibulaten aus dem Acron und sechs Metameren hervorgegangen ist.

Chelicerata

Im Sinne einer monophyletischen Evolution der Arthropoden müssen diese am Mandibulatenkopf gewonnenen Auffassungen auch auf andere Gruppen der Euarthropoda übertragbar sein. Ein direkter Vergleich mit den Cheliceraten stößt jedoch auf gewisse Schwierigkeiten: Es erhebt sich die Frage, bei Mandibulaten

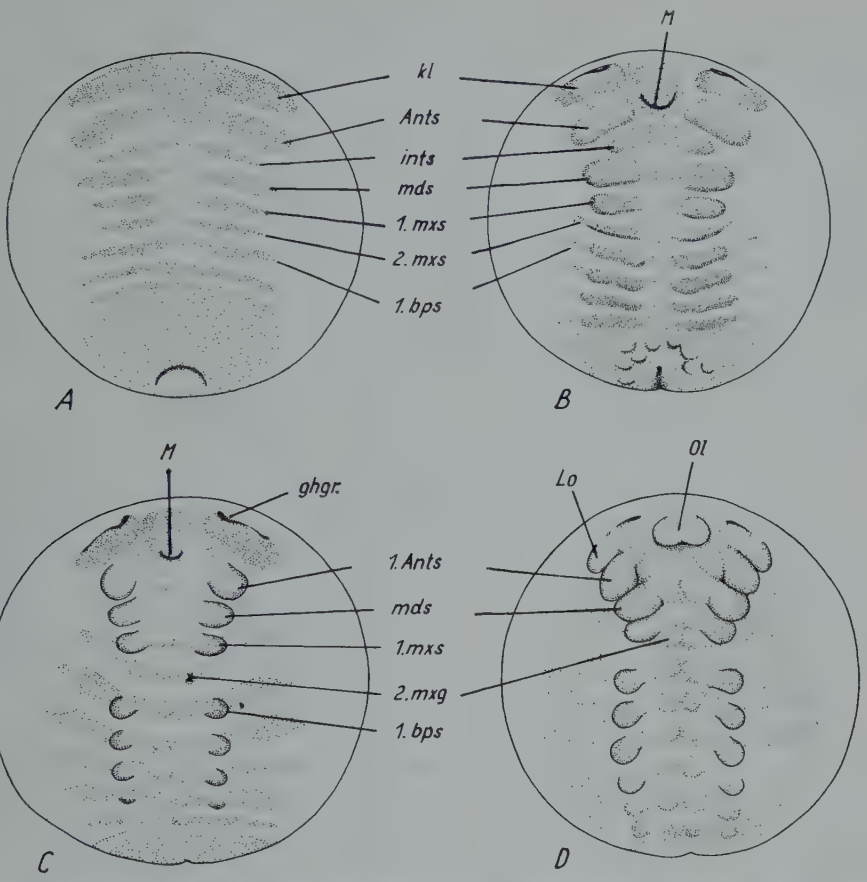


Abb. 8. Ontogenetische Entwicklung der Kopfkeimscheibe von *Glomeris* mit den Mesodermsomiten der typischen Kopfsegmente von der 1. Antenne (*Ants*) bis zur 2. Maxille (2. *mxs*) (*A*), deren Weiterentwicklung sowie die Entwicklung der zugehörigen Ganglien (*C-D*). *kl* = Kopflappen; *ints* = Intercalarsegment; *mds* = Mandibelsegment; 1. *mxs* = Segment der 1. Maxille; 2. *mxs* = Postmaxillensegment; 1. *bps* = 1. Extremitäten tragendes Segment. (Nach Dohle 1963)

und Cheliceraten homologe Punkte zu finden, um von dort ausgehend den weiteren Vergleich voranzutreiben.

Ein solcher Vergleichspunkt liegt im Ganglion der Chelicerenvor: Es ist homolog dem Tritocerebrum der Mandibulaten auf Grund seiner Lagebeziehung zum Stomodaeum und durch folgende strukturellen Übereinstimmungen: (1) In beiden Gruppen geht von diesem Ganglienpaar die Hinterschlundkommissur aus, die zwar bei höheren Formen in die Subösophagealmasse einbezogen wird, bei *Limulus* jedoch noch frei ist. (2) In beiden Gruppen entspringt an diesem Ganglienpaar das vordere stomatogastrische Nervensystem, das als Stomodaealbrücke mit dem Chelicerenganglion verschmilzt, bei *Limulus* aber ebenfalls noch frei ist (Hanström 1928, Henry 1950).

Der Aussagewert dieser Strukturen für die Homologie von Tritocerebrum und Chelicerenganglion mag dadurch beeinträchtigt erscheinen, daß sie alle in

ihrer Form irgendwie in einem Zusammenhang stehen mit dem Stomodaeum. Es liegt der Verdacht nahe, daß sich allein aus diesem Zusammenhang die übereinstimmende Lage sekundär und konvergent ergeben haben könnte.

Dagegen sprechen aber die Befunde von JOHANNSSON (1933) bei *Limulus*, der in einer Reihe von Rekonstruktionen eine Entwicklung der Kopfganglien gefunden hat, die in sehr auffallender Weise mit den Befunden WEYGOLDTs und SCHOLLs bei Crustaceen übereinstimmen (Abb. 11). Und dort kann man nun die Ganglien abzählen und feststellen, daß a u c h in der Reihenfolge der Ganglien das Chelicerenganglion übereinstimmt mit dem Tritocerebrum der Mandibulaten (Abb. 11).

Glücklicherweise ergibt sich noch ein weiterer homologer V e r g l e i c h s p u n k t aus den Resultaten der vergleichenden Entwicklungsgeschichte: Vor dem Segment der Cheliceren liegt ein besonders umfangreiches Coelompaar. Es wird ontogenetisch gemeinsam mit dem Chelicerencoelom von hinten nach vorn angelegt, wie bei Mandibulaten, wird aber später teilweise oder vollkommen von ihm abgelöst. Es wird als P r a e c h e l i c e r e n c o e l o m oder Kopflappencoelom bezeichnet. Es zeigt in seiner Fortentwicklung interessante und wichtige Übereinstimmungen mit dem Präantennenmesoderm der Mandibulaten (Abb. 9). Es gehen aus ihm verschiedene Organe hervor: Ein Teil bildet die Aorta, ein zweiter die Stomodaealmuskulatur und ein dritter geht in das Labrum (KISHINOUYE, MONTGOMERY, LEGENDRE) (Abb. 9). Es werden hier wie bei den Mandibulaten Organe, die in beiden Gruppen homolog sind, durch sehr ähnliche ontogenetische Bildungsprozesse gebildet.

Diese sehr weitgehende Ähnlichkeit läßt MANTON nicht zögern, das Prächelicerencoelom mit dem Präantennenmesoderm der Mandibulaten zu identifizieren. Das würde jedoch zu der Konsequenz führen, daß das Chelicerensegment zum Homologon des 1. Antennensegments der Mandibulaten würde, eine Folgerung, die die Autorin 1949 nochmals dargelegt hat. Das steht aber im Gegensatz zu den oben festgestellten Übereinstimmungen des Chelicerensegments mit dem Tritocerebrum.

Wird die oben vollzogene Identifizierung trotzdem beibehalten, daß also das prächelicerale Mesoderm als Indiz für ein präantennales Segment (Prosocephalon) und der Komplex des Chelicerenganglions als Indiz für ein 2. Antennensegment (Tritocephalon) aufgefaßt wird, so ergibt sich als Konsequenz, daß das Metamer der 1. Antenne (Deutocephalon) ausgefallen sein muß. Gibt es dafür Anhaltspunkte?

DAWYDOFF (1949) hat bei einer *Agelena*-Art (Abb. 10 A) eine deutliche Gliederung der Prächelicerencoeloms in zwei hintereinanderliegende Abschnitte beschrieben. LEGENDRE findet deren sogar drei und ähnliche Befunde hat PAPPENHEIM beigebracht. In allen diesen Fällen ist die Weiterentwicklung nicht vollkommen bekannt. Lediglich LEGENDRE stellt fest, daß der vordere Abschnitt der drei sich so verhält wie sonst das Prächelicerencoelom insgesamt. Es ist deshalb zunächst nicht sicher, wie diese Mesodermabschnitte deutbar sind. Es besteht zunächst nicht mehr als der Wert einer Denkmöglichkeit, daß hier Reste eines deutocephalen Mesodermsomiten aufgefunden sein könnten.

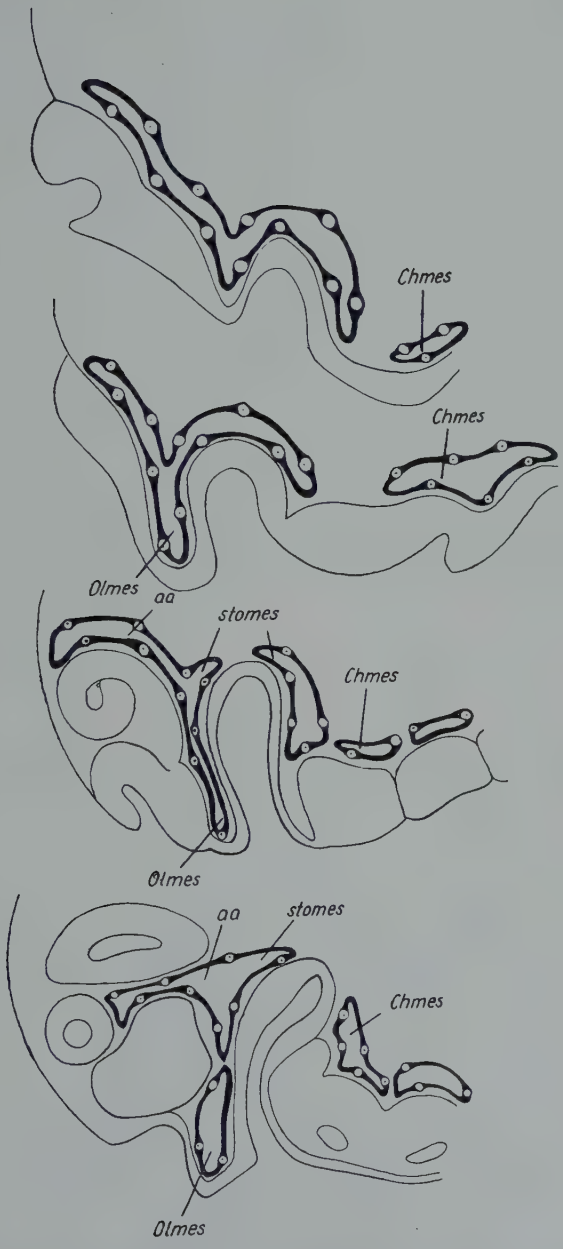


Abb. 9. Ontogenetische Entwicklung des Praecheliceren-Coloms bei *Theridium* zeigt deutliche Ähnlichkeiten mit dem Verhalten des Praeantennenmesoderms bei Gammarus und Heteronanais (vgl. Abb. 4) (Mesoderm = schwarz) in der Aufteilung der Anlage in labrales Mesoderm (*Olmes*), stomodaeales Mesoderm (*stomes*) und Aorta-anterior-Anlage (*aa*); Chmes = Mesoderm des Chelicerensegmentes. (Nach Montgomery 1909, schematisiert)

Wesentlich bedeutsamer sind für das vorliegende Problem die Untersuchungen JOHANNSSONS (1933) über die Ontogenese des Gehirns bei *Limulus*.

Sie läßt zwei besonders wichtige Tatbestände deutlich erkennen:

1) Es ist ein Paar Antennalglomeruli vorhanden, die deutlich von Stielglomeruli zu unterscheiden sind. Sie liegen ontogenetisch in Gehirnteilen, die deutlich getrennt von den davor liegenden Gehirnabschnitten angelegt werden (Abb. 11). Die histologisch vorhandenen Unterschiede gegenüber den Antennalglomeruli der Mandibulaten, auf die HANSTRÖM (1928) großen Wert gelegt hat, deutet JOHANNSSON, meines Erachtens mit Recht, damit, daß die für die Antennen bedeutsamen Synapsen verlorengegangen sind.

Diese Antennalglomeruli sind schwerlich anders zu deuten als durch die Präexistenz von Antennen und des entsprechenden Metamers, des Deutocephalon, bei den phylogenetischen Vorfahren der Xiphosuren. Und in der Tat sind die Antennen auch bei Trilobiten noch vorhanden (s. Seite 455). In diesem Zusammenhang gewinnen vielleicht auch die Befunde von GOTTLIEB (1926) an Bedeutung, die beim Scorpion Antennalglomeruli gefunden hat.

Die sog. Antennalglomeruli sind spezifische histologische Elemente des Arthropodengehirns, die bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Mandibulaten im Ganglion der 1. Antennen als Lobus olfactorius vorkommen. In einigen Fällen jedoch hat GRÄBER bei Isopoden zeigen können, daß sie auch im

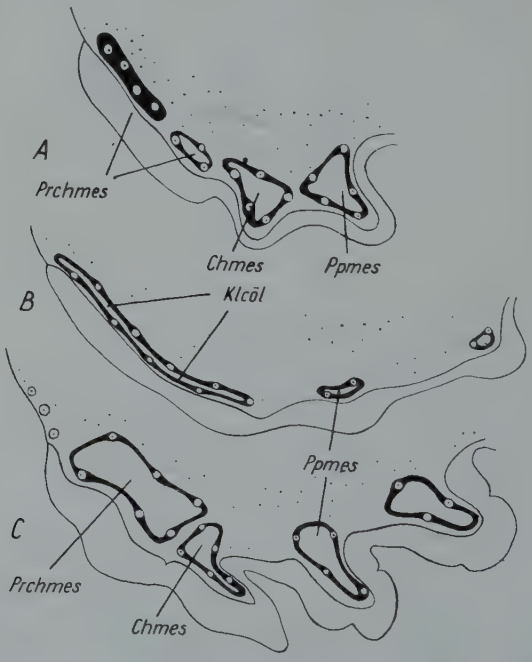


Abb. 10. *A*) Praechelicerenmesoderm (*Prchmes*) einer *Agelena*-Art in 2 hintereinanderliegenden Abschnitten, dahinter das Mesoderm der Cheliceren (*Chmes*) und Pedipalpen (*Ppmes*). *C*) Ontogenetische Entstehung von Praechelicerenmesoderm (*Prchmes*) und Chelicerenmesoderm (*Chmes*) aus einem zunächst einheitlichen Kopflappencölom *B*) bei *Agelena labyrinthica*. (Nach DAWYDOFF 1949, WALLSTABE 1908)

Tritocerebrum auftreten, wobei ein nicht zu übersehender Zusammenhang mit dem Ausbildungsgrad der ersten Antennen zu bestehen scheint, die dort gering entwickelt sind. Das mindert ohne Zweifel den Wert als Homologie-Indiz (vgl. auch FAHLANDER). Bei *Limulus* aber kann man die Identifikation des Deutocerebrum allein schon nach der Lage des Ganglienpaares im Gesamtkomplex der Gehirnanlage vornehmen. Die glomerulöse Struktur, die schon früh in der Ontogenese nachweisbar ist, unterstreicht diese Homologie.

Es muß demzufolge wohl angenommen werden, daß die Antennalglomeruli bei den übrigen Cheliceraten sekundär verlorengegangen sind.

2) findet JOHANNSSON in der Gehirnanlage, außer dem schon genannten, noch weitere getrennte Ganglienanlagen (Abb. 11): Ein Paar Ganglien, die später die Antennalglomeruli enthalten, davor ein weiteres Paar, das später den Zentralkörper bildet, und schließlich ein Paar optische

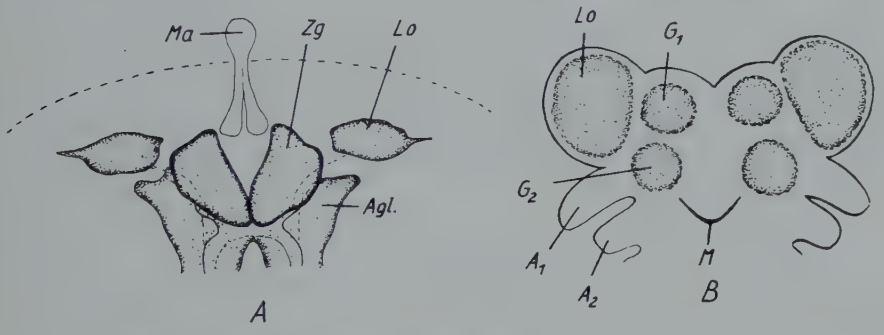


Abb. 11. Keimscheiben des Kopfes von *Limulus* (*A*) und *Heterotanais* (*B*) zum Vergleich der Lagebeziehungen im Gefügesystem. Mediocaudal vom Lobus opticus (*Lo*) liegen Praeantennenganglien (*G1*) bzw. Zentralkörperanlage (*Zg*) in gleicher Position. Dahinter folgt das Ganglienpaar mit den Antennalglomeruli-Anlagen (*Agl*) bzw. das Ganglion der 1. Antennen (*G2*). *M* = Mund, *Ma* = Medianaugen; *A1* = 1. Antennen; *A2* = 2. Antennen. (Nach JOHANNSSON 1933, SCHOLL 1962)

Ganglien. Alle drei Paare liegen serial angeordnet, und ein Vergleich dieser Keimscheibe des Limulus mit der eines Krebses, etwa von *Heterotanais*, zeigt eine so weitgehende Übereinstimmung, daß man der Annahme einer morphologischen Identität nicht ausweichen kann. Diese Homologie gründet sich aber nicht nur auf die Lagebeziehungen der Ganglien zueinander, sondern auch auf das definitive Schicksal dieser Ganglienanlagen: Das Ganglion opticum liefert die Sehmassen der Facettenaugen, die in Zahl und histologischer Struktur denen der Mandibulaten sehr ähnlich sind. Das hinter dem Ganglion opticum liegende Paar liefert den Zentralkörper, der bei Crustaceen aus dem im Gefügesystem der Keimscheibe gleich gelagerten Präantennenganglion hervorgeht. Das kaudalwärts folgende Ganglienpaar, das die Anlagen der Antennalglomeruli enthält, verschmilzt später, wie auch die Vorhergehenden, spurlos mit den anderen zum Protocerebrum. Erst dahinter folgt das Chelicerenganglion.

Damit ergibt sich deutlich, daß bei *Limulus* der vor dem Chelicerensegment liegende Gehirnteil kein einheitliches Ganglion ist, sondern aus drei verschiedenen Ganglien zusammengesetzt ist: Es ist das Archicerebrum mit den Augen-

ganglien, das Prosocerebrum mit den Zentralkörperanlagen und das Deutocerebrum mit den Antennalglomeruli-Anlagen.

Die ontogenetische Gliederung und Fortentwicklung des *Limulus*gehirns bietet demnach bedeutsame Hinweise darauf, daß bei Cheliceraten ursprünglich ganz ähnliche Verhältnisse vorgelegen haben wie bei den Mandibulaten. Zur Stützung dieser Auffassung — oder zu ihrer Verwerfung — sind weitere umfangreiche Untersuchungen über die Ontogenese des Gehirns und des Mesoderms im vorderen Kopfabschnitt aller Cheliceratengruppen erforderlich.

Konvergent bei Cheliceraten und Mandibulaten ist eine Verlagerung der Augen- und Zentralkörperganglien nach oben und hinten zu beobachten. Es kommt dadurch zu einer Beugung der Hirnachse, die an die Verhältnisse bei Wirbeltieren erinnert, allerdings in umgekehrter Richtung. Diese Beugung kann vielleicht ebenso wie bei Wirbeltieren als Ausdruck phylogenetischer Höherentwicklung verstanden werden. Im Zusammenhang damit kommt es aber auch zu Abänderungen der Ontogenese im Sinne einer initialen Differenz (REMANE 1956), was sich vor allem darin ausdrückt, daß das Präantennen- oder Zentralkörperganglion nicht immer serial hinter den optischen Ganglien angelegt wird, sondern manchmal zwischen ihnen. Man kann deshalb bei der Homologiefeststellung nicht ohne weiteres nur von der Reihenfolge der Ganglienanlagen ausgehen; die Verfolgung der Weiterentwicklung bis zur Definitivstruktur erweist sich als unbedingt erforderlich.

Die Lokalisation der Mundöffnung im ursprünglichen Gefügesystem der Cheliceratenorganisation gelingt in gleicher Weise wie bei Mandibulaten: Die Mundöffnung entsteht z. B. bei *Limulus* (IVANOV), bei Araneiden (REMPEL) oder Solifugen (HEYMONS) sehr weit vorn, und zwar in einer ganz ähnlichen Lage wie bei manchen Mandibulaten (Abb. 12). Ebenso wie dort kann man dann eine Rückwärtsverlagerung des Mundes während der Ontogenese verfolgen, und man findet weiterhin Primäranlagen in allen Positionen bis fast hin zu der definitiven Lage.

Die Zugehörigkeit des Mundes zum Prosocephalon wird dann aber durch die Mesodermversorgung aus dem Kopflappencoelom deutlich (Abb. 9), aus einem Mesodermareal also, das, wie gezeigt werden konnte, dem präantennalen Mesoderm sehr wahrscheinlich homolog ist.

Auch das Labrum gehört, wie die Mesodermversorgung zeigt, zu den Organen des Prosocephalon.

Der Gesamtkomplex der an der Mund- und Oberlippenbildung beteiligten Strukturen verhält sich somit bei Cheliceraten und Mandibulaten sehr ähnlich, daß an einer Homologie kaum zu zweifeln ist. Diese Homologie wird noch unterstrichen durch die Innervierung des Komplexes aus der dem Frontalganglion und den Labralnerven homologen Stomodaealbrücke.

Es können somit Indizien dafür vorgebracht werden, daß das Procephalon der Cheliceraten in seiner segmentalen Zusammensetzung übereinstimmt mit dem Procephalon der Mandibulaten. Es besteht aus dem Acron, dargestellt durch die Augenganglien, aus dem Prosocephalon, repräsentiert durch die Zentralkörperganglien und den prächeliceralen Mesodermkomplex, dem Deuto-

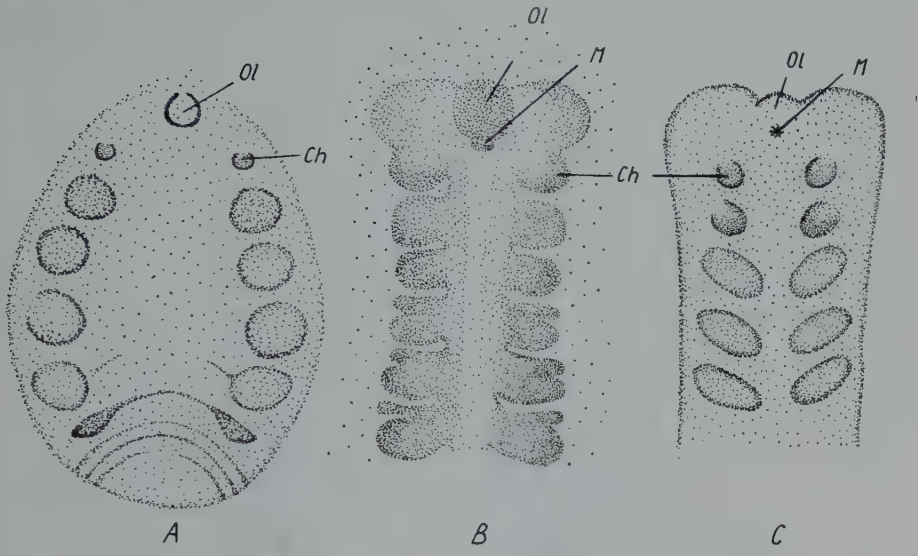


Abb. 12. Frühe Keimscheiben von *Limulus* (*A*), *Galeodes* (*B*), und *Latrodectus* (*C*). Mundöffnung (*M*) und Oberlippe (*Ol*) entstehen ontogenetisch frontal von der Anlage der Cheliceren (*Ch*). (Nach Ivanov 1933, Heymons 1904, Rempel 1957)

cephalon, repräsentiert durch die Antennalglomeruli-Anlage, und dem Tritocephalon.

In der Beweisführung für die Homologie des Procephalon bei Cheliceraten und Mandibulaten klaffen noch Lücken, die zu schließen wir bemüht sind. Es sollte aber im Zusammenhang mit dem vorliegenden Problem nicht versäumt werden, auf einige bereits bestehende, meines Erachtens gut fundierte Ergebnisse hinzuweisen, die eine recht klare Übereinstimmung in beiden Gruppen erkennen lassen und die eine Möglichkeit eröffnen, die bei Mandibulaten erhaltenen Resultate auf die Cheliceraten auszuweiten. Dabei ergeben sich zur Zeit — bezeichnenderweise — die besten Vergleichsmöglichkeiten mit den innerhalb der Cheliceraten zweifellos ursprünglichen Xiphosuren, auf die sich auch die oben vorgenommene Kennzeichnung im wesentlichen bezieht. Bei den übrigen Cheliceraten liegen z. T. stark — sicher sekundär — veränderte Verhältnisse vor, deren Zurückführung auf ursprüngliche Zustände nicht einfach ist.

Die hintere Begrenzung des Kopfes der Cheliceraten kann durch die Befunde am Trilobitenkopf einer Aufklärung nähergebracht werden. Unter Zugrundelegung der fast allgemein akzeptierten Annahme, daß die Antennen der Trilobiten den 1. Antennen der Mandibulaten homolog sind (Walcott 1918, Störmer 1942, 1944, Hupé 1953 u. a.), enthält der Kopf fünf extremitätentragende Metamere und stimmt darin mit den Mandibulaten, besonders den Crustaceen überein. Möglicherweise ist auch ein Präantennensegment vorhanden (Hupé 1953). So kann auch bei Trilobiten ein sechs-segmentiger Kopf wahrscheinlich gemacht werden. Die postantennalen Extremitäten des Trilobitenkopfes unterscheiden sich durch den Bau ihrer Coxen, ihre teilweise engere

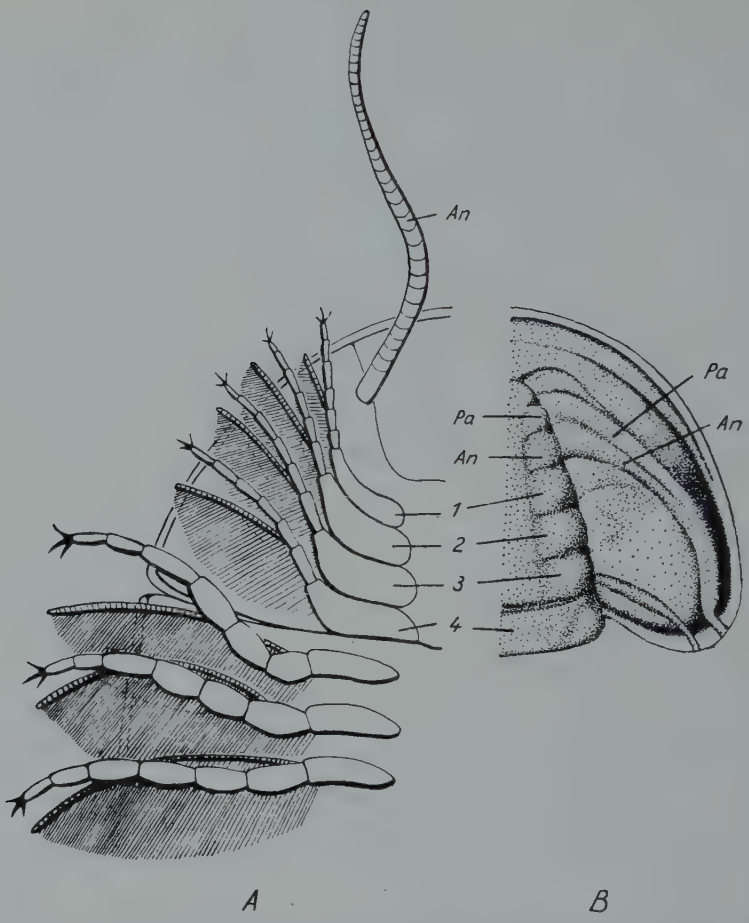


Abb. 13. Kopfrekonstruktionen von Trilobiten. *A*) *Triarthrus eatoni* von der Ventralseite, eine Hälfte, zeigt die im Vergleich mit den Rumpfextremitäten engere Lagerung und abweichenden Proportionen der postantennalen Kopfextremitäten 1—4; *A* = Antenne (aus Störmer 1949). *B*) *Deguinaspis ambroggi* von der Dorsalseite, eine Hälfte, zeigt die Segmentierung des Glabellums entsprechend 4 postantennalen Extremitäten (1—4), den Antennen (*An*) und eines praeantennalen Segmentes (*Pa*). (Nach Hupé)

Lagerung und durch kürzere Telopodite von den sonst prinzipiell ähnlich gebauten Rumpfextremitäten (Abb. 13 A).

Das Glabellum des Trilobitenkopfes kann seitlich eine Reihe sehr regelmäßiger transversaler Furchen aufweisen, deren Zahl mit der der Extremitäten bzw. Segmente übereinstimmt (Hupé 1953, Abb. 13 B). Sie entsprechen Apodemen im Kopfinnern, an denen die Extremitätenmuskulatur inseriert (vgl. Sinclair 1947, Störmer 1949, Whittington u. a.). Daraus muß aber wohl der Schluß gezogen werden, daß diese Furchen nicht Intersegmentalfurchen sind, sondern intrasegmentale Incisuren. Man kann sie wohl kaum als Segmentgrenzen auffassen, und der Trilobitenkopf kann deshalb nicht in dem Sinne als äußerlich segmentiert gelten wie etwa der Rumpf. Dadurch wird jedoch der Wert dieser

Furchen als Indiz für ein Metamer nicht ohne weiteres gemindert. Es kann allerdings bei der verbreiteten Neigung zur Fusion dieser Apodeme oft schwierig sein, sie bestimmten Segmenten zuzuordnen (vgl. HUPÉ 1953).

Dieser Trilobitenkopf kommt als Proterosoma oder Propeltidium auch bei manchen rezenten Cheliceraten zur Beobachtung (vgl. KAESTNER 1940). Man kann schließen, daß bei Trilobiten und primär vielleicht auch bei den Cheliceraten die Hintergrenze des Kopfes ebenso lokalisiert war, wie bei den Mandibulaten, die dann aber schon früh durch die Prosomabildung verwischt wird. Es darf allerdings nicht übersehen werden, daß ein Proterosoma bei solchen Formen vorkommt, die in ihrer übrigen Organisation alles andere als primitiv sind (Solifugen, Palpigradi, einige Pedipalpi und die Milben, vgl. KAESTNER 1940).

Immerhin gelingt es, an Hand einiger homologer Strukturen und ontogenetischer Prozesse, Cheliceratenkopf und Mandibulatenkopf zum Teil durch Vermittlung der Trilobiten auf eine gemeinsame Grundorganisation zurückzuführen, die außer dem Acron sechs Metamere enthielt.

Um den phylogenetischen Gesamtprozeß der Cephalisation der Arthropoden verstehen und rekonstruieren zu können, dürfte man besonders klare Aufschlüsse aus der Kenntnis der Ontogenese der Onychophoren erwarten. Doch haben sich durch die letzten Untersuchungen PFLUGFELDERS und MANTONS Differenzen in der Deutungsmöglichkeit ergeben, die die Bildung einer klaren Auffassung vorerst ausschließen.

Es verbleibt deshalb zur Zeit der Versuch, den phylogenetischen Prozeß der Cephalisation ebenfalls aus den während der Ontogenese sichtbaren Vorgängen und aus der vergleichenden Anatomie zu rekonstruieren. Dabei laufen mehrere Prozesse mehr oder weniger gleichzeitig ab (Abb. 14).

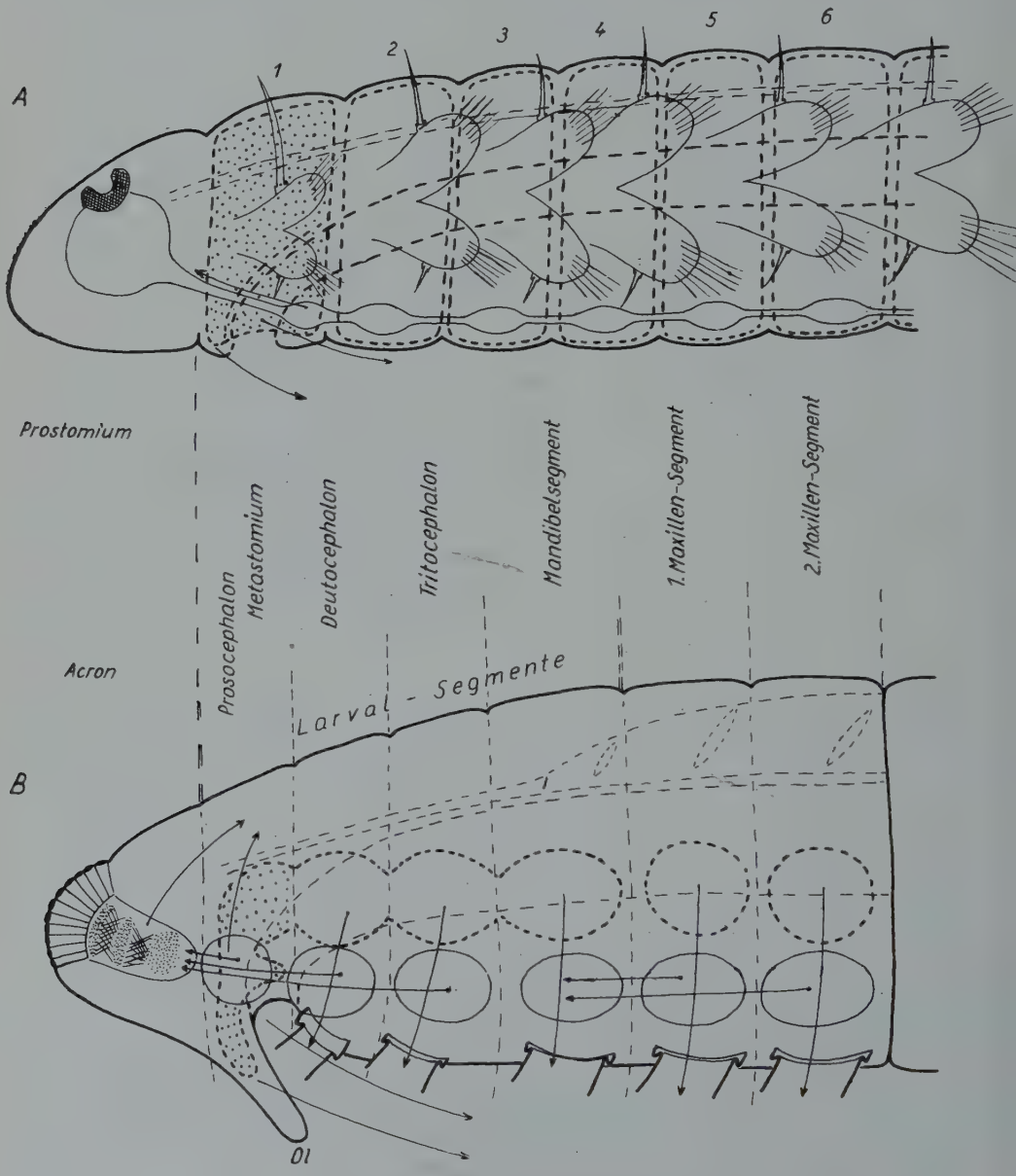
1. Ein Vorgang betrifft die Mundöffnung: Ursprünglich im Metastomium dem Vorderende nahe gelegen (Abb. 14 A), erfährt sie bei den Arthropoden eine Rückwärtsverlagerung, wobei sie gleichzeitig von der Oberlippe nach vorn abgeschirmt und mehr oder weniger vollkommen überdeckt wird.

Damit verbunden ist eine grundlegende Änderung des Nahrungserwerbs und der Nahrungsaufnahme: Wurde sie bei ursprünglichen Formen dem Mund von vorn zugeführt, so gelangt sie nunmehr — in Form von Partikeln — durch die Wirkung der Endite postoraler Extremitäten von hinten her in den Mund, wobei die Oberlippe ein Vorübergleiten an der Mundöffnung verhindert und darüber hinaus eine Saugwirkung ausüben kann. Dieser bei vielen primär wasserlebenden Arthropoden persistierende Ernährungsmechanismus (viele Crustaceen, Xiphosuren) kann auch bei Trilobiten angenommen werden (CANNON und MANTON 1927—1933).

Dieser ernährungsphysiologischen Bedeutung der Oberlippe entspricht die Ausbildung besonderer Ganglien des stomatogastrischen Nervensystems in Form des Frontalganglions und seiner Homologa sowie der Labralnerven.

Das Mesoderm der Region, aus der die Oberlippe hervorgeht, folgt der Verlagerung und der strukturellen Umformung und bildet die Muskulatur des Labrums als einem speziellen Teil des Vorderdarms, dessen Muskulatur auch zuvor von diesem Mesoderm gebildet wurde.

Mund und Oberlippe gelangen so aus einem Bereich des präantennalen Segmentes in die Region der 2. Antennen.



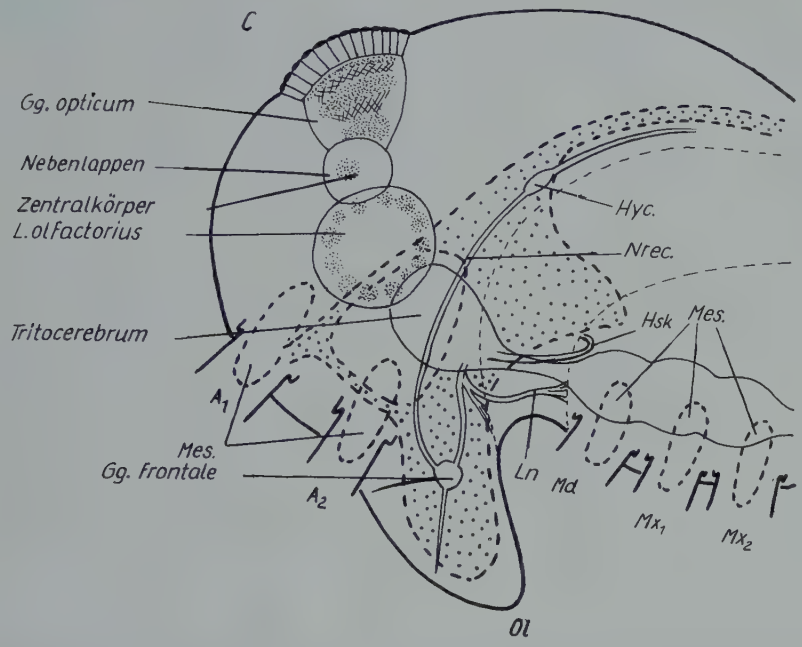


Abb. 14. Schematische Rekonstruktion der im Vorangehenden vertretenen Auffassung des Cephalisationsprozesses von einer annelidenartigen Stammform (*A*) über ein Zwischenstadium (*B*) zu einem evolvierten Stadium mit aufgebogenem Gehirn (*C*), auf der Grundlage vergleichend anatomischer und vor allem entwicklungsgeschichtlicher Befunde. Praeantennen- bzw. Metastomialmesoderm grob punktiert; Verlagerungen durch Pfeile gekennzeichnet; *Ol* = Oberlippe, A_1, A_2 = 1. und 2. Antennen; *Md.* = Mandibel; Mx_1, Mx_2 = 1. und 2. Maxille; *Ln* = Labralnerven; *Hsk* = Hinterschlundkommissur; *Mes* = Mesodermsomite; *Hyc* = Hypocerebralganglion; *Nrec* = Nervus recurrens (Original)

2. Während die 1. Antennen offenbar von Beginn Träger von Sinnesorganen sind und im Zusammenhang damit schon bei den Trilobiten nicht mehr an der Lokomotion teilnehmen, sind alle postantennalen Extremitäten primär Lokomotionsorgane, allerdings gleichzeitig auch Ernährungs- und Respirationsorgane.

Aber schon bei den Trilobiten läßt sich eine Sonderstellung der vier postantennalen Extremitäten des Kopfes erkennen, die sich unter anderem in einer dichteren Lagerung und einer stärkeren Ausprägung der Endite manifestiert. Innerhalb dieser vier Extremitätenpaare findet bei den rezenten evolutionierteren Gruppen eine mehr oder weniger starke Spezialisation statt. Die bereits bei Trilobiten vorhandene hintere Begrenzung des Kopfes kann bei Mandibulaten deutlich, bei den Cheliceraten weniger klar wiedererkannt werden.

Auch die Konzentration der Kopfgliedmaßen kann bei allen Gruppen weiter verfolgt werden. Dabei werden die 1. Antennen, bei den Crustaceen auch die 2. Antennen, als Träger von Sinnesorganen zunehmend nach vorn verlagert. Gleiche Tendenz zeigen die Cheliceren.

Eigentümlicherweise verliert das Präantennensegment offenbar gleich zu Beginn seine Extremitäten, wenn nicht das Labrum selbst als extrem abgeänderter und verlagerter Extremitätenrest aufgefaßt werden darf.

Mit der Konzentration und Verlagerung der Gliedmaßen des Procephalon findet auch ein ebensolcher Prozeß der Mesodermsomiten statt. Dabei kommt es zu Überschneidungen der rückwärtigen Bewegungen des Präantennen-Mesoderms und der nach vorn gerichteten des Mesoderms des 1. und 2. Antennensegmentes.

3. Besondere Verlagerungen nach vorn, und damit konform mit den Extremitäten des Procephalon, aber entgegengesetzt zur Verlagerung des Mundes, der Oberlippe und der damit verbundenen Strukturen, sind bei den Ganglien des Gehirns zu konstatieren, die zu einer völligen Integration aller Ganglien bis zurück zum Tritocerebrum in einem Komplexgehirn führen. Eine analoge Fusion kann unter den Ganglien des Gnathocephalon stattfinden, so daß nunmehr eine recht scharfe Grenze auftritt zwischen den metameren Ganglien, die an der Gehirnbildung partizipieren, und denen der Bauchganglienkette bzw. der Unterschlundmasse.

Konform mit diesen Verlagerungs- und Fusionsprozessen geht von der hypothetischen Ahnform zu den Arthropoden ein Differenzierungsprozeß im Sinne einer Elevation, der sich vor allem in der Herausbildung übergeordneter Assoziationszentren manifestiert. Diese Erhebung gegenüber den Anneliden beruht ganz offensichtlich nicht auf einer Weiterdifferenzierung des Cerebralganglions, sondern darauf, daß neue metamere Ganglien in die Bildung des Gehirns eintreten und im Sinne einer Arbeitsteilung eine spezifische Differenzierung erfahren:

Sie bilden neue Zentren, die den Anneliden entweder ganz oder doch in dieser Form fehlen. Mit dem ersten metameren Ganglienpaar, dem Prosocerebrum, entstehen Zentralkörper, Protocerebralbrücke und zum Teil Nebenlappen mit Kommissur. Mit dem zweiten Ganglienpaar, dem Deutocerebrum, kommt es verbreitet zur Bildung eines Lobus olfactorius mit den Antennalglomeruli.

Diese beiden Ganglien verlieren bei den Arthropoden ihre Selbständigkeit vollständig, sie sind nur ontogenetisch noch getrennt. Sie stehen durch besondere Faserzüge, wie den Tractus-olfactorio-globularis oder die Sehkommissur untereinander bzw. mit dem Archicerebrum in Verbindung. Es ist interessant, daß ein gewisses Gefälle in der Integrationsintensität der an der Gehirnbildung beteiligten Ganglien zu beobachten ist: Am stärksten integriert ist das Präantennenganglion, am geringsten das Tritocerebrum, das bei einigen niederen Crustaceen sogar noch außerhalb des Gehirns liegt.

Ein weiterer Entwicklungsprozeß prägt sich in einer Aufbiegung des Komplexgehirns aus, die dazu führt, daß die ursprünglich frontal gelegenen Teile des Gehirns, wie Archi- und Prosocerebrum, aus der serialen Reihenfolge heraus nach oben und hinten verschoben werden, ein Vorgang, der bei Antennaten und Cheliceraten parallel verlaufen ist, und der auch eine sekundäre Abänderung der Ontogenese bedingt.

Diese Zusammenstellung zeigt, daß der biologische Effekt der Cephalisation vor allem in einer Höherdifferenzierung des Gehirns im Zusammenhang mit den Sinnesorganen besteht, die ihrerseits zu dem enormen stammesgeschichtlichen Erfolg der Arthropoden nicht unwesentlich beigetragen haben dürfte.

Sich überschneidende Bewegungen von vorn nach hinten (Mund, Oberlippe, Präantennenmesoderm) und von hinten nach vorn (Gehirnganglien, Antennen und deren Homologa mit ihrem Mesoderm), Integration, Arbeitsteilung, Differenzierung und Elevation der Gehirnganglien kennzeichnen den hochkomplizierten Prozeß der Cephalisation bei Arthropoden, zu dessen endgültiger Aufklärung noch sehr viel Arbeit erforderlich sein wird.

Die oben vorgetragene Auffassung steht im Widerspruch zu anderen Theorien, die seit der Bearbeitung WEBERs verfochten worden sind. Dabei spielt die HOLMGREN-HANSTRÖMsche Theorie die vorherrschende Rolle. Sie wird von so namhaften Forschern wie SNODGRASS und BUTT auch heute noch für die am besten fundierte Auffassung der Arthropodenkopfmetamerie gehalten. Es ist daher geboten, sich mit den in den vergangenen 10 Jahren vertretenen andersartigen Auffassungen auseinanderzusetzen.

SNODGRASS' Auffassung stellt einen Kompromiß dar zwischen der HOLMGREN-HANSTRÖMschen und der CHAUDONNERETschen Theorie. Er faßt das Frontalganglion als Archicerebrum, das Labrum als Körperspitze auf. Proto- und Deutocerebrum sind besondere Sinneszentren, die vom Archicerebrum getrennt sind und eine eigene Verbindung mit dem Tritocerebrum besitzen, das das erste Metamer repräsentiert.

Der Homologie des Frontalganglions mit dem Cerebralganglion widersprechen eine Reihe von Befunden, wie oben gezeigt werden konnte (s. S. 446—447). Es erscheint wesentlich wahrscheinlicher, daß es als Teil des vorderen stomatogastrischen Nervensystems als Sonderbildung mit der Ausbildung der Oberlippe entstand.

In einigen Punkten hat SNODGRASS (1938) dargelegt, aus welchen Gründen er die HOLMGREN-HANSTRÖMsche Theorie für die wahrscheinlichere hält. Sie müssen hier erörtert werden.

1. Eine äußere metamere Gliederung ist am Acron (im Sinne des Autors die Region vor den 2. Antennen) niemals zu beobachten.

2. Es gibt keinen spezifischen Beweis dafür, daß eine Cephalisation ursprünglich postoraler Metamere stattgefunden hat, außer für das Tritocephalon.

3. Die embryonalen Coelomsäcke der 1. Antennen, der Präantennen und des Labrums sind — wo sie vorkommen — direkte Bildungen des Kopfmesoderms; sie ergeben keinen Beweis, daß sie aus einer postoralen Lage vor den Mund gelangt sind.

4. Coelomsäcke sind, soweit überhaupt bekannt, am besten bei höher entwickelten Arthropoden entwickelt: sie scheinen daher keine ursprünglichen Strukturen zu sein.

5. Protocerebrale bzw. deutocerebrale Teile des Gehirns werden immer durch präorale Kommissuren untereinander verbunden; die einzige postorale Gehirnkommissur ist die des cephalisierten Tritocerebrums.

6. Mund und Oberlippe werden vom Tritocerebralganglion innerviert; das würde nicht der Fall sein, wenn andere postorale Ganglien dem Tritocerebrum vorausgehen würden.

7. Paarige Anhänge, Sinnesorgane und festumschriebene primäre Nervenzentren gehören sowohl zum Annelidenprostomium als auch zum Arthropoden-Acron.

8. Die 1. Antennen der Arthropoden haben niemals die Struktur und die Muskulatur der folgenden Anhänge.

Zu 1. Das ist jedoch kein Argument gegen eine Existenz von Metameren in der fraglichen Region. Die Cephalisation dieser Metamere ist alt; schon bei den Anneliden ist das Metastomium embryonal manchmal kaum nachweisbar: um wieviel weniger können solche Grenzen bei evoluierteren Arthropoden erwartet werden.

Es handelt sich hier um eine Fehlinterpretation embryologischer Befunde. Der negative Befund könnte nur dann phylogenetisch interpretiert werden, wenn wir sicher sein könnten, daß die biogenetische Regel ausnahmslos gelten würde, und wenn jeder kleine Schritt der Phylogenese auch ontogenetisch rekapituliert würde. Das ist jedoch nicht der Fall. Nur der positive ontogenetische Befund ist phylogenetisch interpretierbar.

Zu 2. Es ist diese Behauptung davon abhängig, was als Beweis gelten soll. Hier — wie bei allen phylogenetischen Rekonstruktionen — hat man es mit Indizien zu tun, die zu einem Wahrscheinlichkeitsbeweis führen. Es konnte im vorhergehenden gezeigt werden, daß eine Reihe solcher Indizien aufgezeigt werden kann, die die Existenz von Metameren im Bereich vor den 2. Antennen wahrscheinlich machen. Ein direkter Nachweis aber ergibt sich aus den positiven ontogenetischen Befunden, daß der Mund noch vor den 1. Antennen angelegt wird und erst später nach hinten gelangt. Der Mund liegt in einem Segment, das ursprünglich vor den 1. Antennen lokalisiert ist. Somit liegt auch das 1. Antennensegment ontogenetisch — und phylogenetisch — primär postoral. Allein die Hinterschlundkommissur kann als Argument für diese These nicht überzeugen (s. Seite 436).

Zu 3. Sicher ist aber, daß die fraglichen procephalen Mesodermsomiten in gleicher Weise gebildet werden, wie die nachfolgenden und anerkanntermaßen metameren Somiten. Sie sind aus einer postoralen Lage vor den Mund geraten, indem sich der Mund rückwärts verlagert und dadurch sekundär in den Bereich weiter hinten liegender Metamere. Ein Körperabschnitt aber, der dem Prostomium der Anneliden homolog ist, kann nicht Mesoderm enthalten, das dem nachfolgenden homonom ist.

Es kann weiterhin nicht das Hauptaugenmerk auf Coelomhöhlen gerichtet sein — sie können sekundär verschwinden —, sondern auf Mesodermsomite, die gerade bei Arthropoden nicht selten ihre Hohlräume einbüßen.

Zu 4. Diese Somiten sind durchaus nicht auf höhere Formen beschränkt oder auch nur dort besser entwickelt. Bei allen Gruppen, die als ursprünglich gelten, sind solche Somiten vorhanden, wobei die Existenz von Höhlen nicht das Entscheidende ist.

Zu 5. Es wurde bereits oben (s. Seite 436) darauf hingewiesen, daß die präorale Lage der Kommissuren dieser Ganglien allein nicht gegen ihren postoralen Ursprung spricht, wenn andere Argumente das Gegenteil erweisen.

Zu 6. Eine Reihe ontogenetischer, vergleichend anatomischer und nicht zuletzt funktioneller Fakten sprechen dafür, daß das Frontalganglion zum stomatogastrischen Nervensystem gehört und daß die Verbindung mit dem Tritocerebrum sekundär zustande gekommen ist (s. Seiten 446—447).

Zu 7. Durch diese Feststellung wird das zu Beweisende vorweggenommen. Sie hat zur Grundlage die stillschweigende und vorerst durchaus unbewiesene Annahme, daß die Prostomialanhänge der Polychaeten auch bei den gemeinsamen Vorfahren von Anneliden und Arthropoden vorhanden waren.

Palpen- bzw. Antennalglomeruli treten zwar als Assoziationszentren sehr regelmäßig an den nach ihnen benannten Sinnesorganträgern auf. Aber wenn, wie bei Landisopoden — eine Substitution der Funktion etwa durch die 2. Antennen eintritt, an denen solche Glomeruli normalerweise fehlen, dann treten die Assoziationszentren am Tritocerebrum auf. Es scheint deshalb bedenklich, n u r auf Grund dieser histologischen Strukturen über eine recht weite phylogenetische Distanz Homologien ganzer Gehirnteile zu postulieren. Während wahrscheinlich die Augen als ursprünglich zum Prostomium (bzw. Acron) gehörend aufgefaßt werden dürfen, ist das für die 1. Antennen durchaus fraglich, da sie durch andere Kriterien als Anhänge eines Metamers ausgewiesen werden.

Zu 8. Immerhin haben die 1. Antennen bei Mandibulaten einen Stamm, der primär dreigliedrig ist, wie bei den folgenden Extremitäten. Offenbar ist die 1. Antenne ein sehr altes Sinnesorgan, wie die Befunde bei Trilobiten wahrscheinlich machen; seine Umwandlung ist daher lange abgeschlossen. Darauf mag es auch beruhen, daß bei ihnen nicht eine ähnliche Rekapitulation der ursprünglichen Extremitätenform zu beobachten ist, wie wir sie etwa von anderen Kopfextremitäten kennen.

Die Argumente für die Holmgren-Hanström-Snodgrasssche Theorie erscheinen somit sehr schwach. Sie gibt keine befriedigende Erklärung für das Auftreten segmentaler Mesoderm-Somiten im Procephalon oder die ontogenetische Entstehung des Gehirns aus mehr als zwei Anlagen oder die ontogenetische Anlage des Mundes weit vor dem Metamer der 2. Antennen.

Auch Butt schließt sich der Holmgren-Hanströmschen Theorie an. Er legt, wie die Begründer dieser Theorie, bevorzugten Wert auf das adulte Nervensystem, das er als am zuverlässigsten für die Lösung des Kopfproblems bei Arthropoden hält, während ihm ontogenetische Befunde unzuverlässig erscheinen. Dabei berücksichtigt er jedoch nur das Mesoderm. Er hält antennales und präantennales Mesoderm deshalb nicht für segmentale Strukturen, weil sie von hinten her in die Beziehung zu den entsprechenden Kopfabschnitten treten. Er

hält diesen Vorgang für phylogenetisch sekundär, entstanden aus der Notwendigkeit, die vor dem Segment der 2. Antennen liegenden Organe mit Muskulatur zu versorgen. Da der Autor das Labrum als die 2. Antenne der Antennaten auffaßt, liegt dieser Schluß vielleicht besonders nahe.

Bereits Mrs. MANTON hat sich eingehend mit dieser Idee auseinandergesetzt. Es sei nur darauf hingewiesen, daß das Labrum noch frontal von der Region des 1. Antennensegmentes ontogenetisch entsteht, und daß es das Mesoderm nicht vom 2. Antennensegment, sondern vorwiegend aus einem Mesodermmaterial erhält, das noch vor dem Mesodermsomiten des 1. Antennensegmentes angelegt wird.

Auch die Versorgung der — nach BUTTs Auffassung — acronalen Region mit Mesoderm aus der „postoralen" Region ist kein stichhaltiges Argument für seine Theorie: Nicht nur das Mesoderm dieser Region, sondern auch das des Segmentes der 2. Antennen und der Mandibeln wird von hinten nach vorn vorgeschoben. Das zeigen zahlreiche embryologische Untersuchungen und das wird durch die experimentellen Befunde SEIDELs vollends klar.

Es muß auch die Frage erhoben werden, ob das Nervensystem ein so zuverlässiger morphologischer Indikator ist, wie BUTT es annimmt, zumal er nur das adulte System in Betracht zieht. Handelt es sich doch um den funktionell am stärksten beanspruchten Organkomplex, der sich nicht nur autonom phylogenetisch entwickelt, sondern der sich in weit stärkerem Maße als alle anderen Organsysteme an strukturelle und funktionelle Umwandlungen, Neubildungen oder Erweiterungen außerhalb des Nervensystems anpassen muß.

Eine Modifikation der HOLMGREN-HANSTRÖMschen Theorie vertritt auch DAHL (1954, 1956). Aus verschiedenen Befunden, vor allem an den sog. niederen Crustacea wie Phyllopoden und Anostraken, leitet der Autor die Auffassung ab, daß zwar die 1. Antennen ursprünglich postorale Extremitäten sind, daß sie jedoch möglicherweise ihre Ganglien eingebüßt hätten und sekundär von dem Proto-Deutocerebrum innerviert würden, das seinerseits dem Cerebralganglion der Anneliden homolog und demzufolge als Archicerebrum zu bezeichnen wäre. Als Stütze führt der Autor an, daß Protocerebrum und Deutocerebrum bei Anostraken (*Artemia*) und Notostraca (*Triops*) immer gemeinsam angelegt werden, niemals jedoch eine getrennte ontogenetische Anlage der beiden im Sinne von zwei Ganglienpaaren beobachtet wird (FRÄNSEMEIER 1939, DAHL 1954) und daß die 1. Antennen hinter der Gehirnregion liegen, von der sie innerviert werden. „The Euphyllopoda are among the most primitive arthropods known today, . . . it is difficult, not to attribute a considerable phylogenetic importance to the morphological and embryological conditions found among them" (DAHL 1954, p. 6). Eine solche Argumentation hat bereits früher (vgl. etwa GIESBRECHT 1921) dazu geführt, alle Organisationseigentümlichkeiten dieser Krebse, so auch etwa die Extremitäten, als ursprünglich aufzufassen und das hochspezialisierte und phylogenetisch sicher abgeleitete Phyllopodium als Urextremität der Crustaceen zu deklarieren. Es gibt aber viele Indizien dafür, daß die Malacostraken weit mehr Primitivmerkmale beibehalten haben als Phyllopoden und Anostraken (SIEWING 1963). Es erscheint auch ganz unwahrschein-

lich, daß an einem Organismus alle Organisationsmerkmale, einschließlich der Ontogenese das gleiche phylogenetische Niveau haben müssen; die phylogenetische Forschung wäre dadurch sehr wesentlich vereinfacht. Aber die verschiedenen Organe eines Organismus evolvieren offenbar in recht weitem Maße unabhängig voneinander, so daß bei hochevoluierten Gruppen ursprüngliche Merkmale persistieren können. Ebenso kennen wir bei allen den Gruppen, die an der Basis größerer systematischer Gruppen stehen, neben Primitivmerkmalen solche hoher Spezialisation.

Es konnte gezeigt werden, daß bei einer Reihe von Crustaceen und *Limulus* eine klare selbständige Anlage des Deutocerebrums stattfindet. Anhaltspunkte für den Verlust des 1. Antennenganglions liegen bisher nicht vor. Die Lage der ersten Antennen kaudalwärts von der sie innervierenden Hirnregion bei den Phyllopoden und Anostraken läßt auch andere Deutungen zu, z. B. die einer sekundären Rückwärtsverlagerung, die nicht zuletzt im Zusammenhang stehen mag mit der starken Rückwärtskrümmung dieses Kopfbereiches.

Einer Erörterung bedürfen auch die Auffassungen von LEGENDRE (1958) und REMPEL (1957), die darin übereinstimmen, daß der paarige Teil der Stomodaealbrücke, der gangliösen Charakter hat, als segmentales Ganglion aufzufassen sei. Nur der unpaare Teil wird mit dem Frontalganglion bzw. dem Ganglion oesophagei homologisiert.

Dieser paarige Teil kann auch bei *Limulus* nachgewiesen werden (HANSTRÖM 1928, HENRY 1950), und zwar bildet er den Basalteil der Stomodaealnerven. In seinem Innervationsareal stimmt dieser paarige Komplex mit den paarigen Labralnerven der Mandibulaten überein und es liegt nahe, beide zu homologisieren. Bei den Mandibulaten entspringt dieses Nervenpaar an verschiedenen Stellen der Frontalkonnective, am Frontalganglion oder am Tritocerebrum (bzw. einem eigenen Ganglion connectivalis bei einigen Crustaceen).

Im Zuge der Fusion des Frontalganglion-Komplexes gerät auch das Stomodaealnervenpaar in die Masse des Chelicerenganglions. Es erscheint bedeutend wahrscheinlicher, die paarigen Massen der Stomodaealbrücke als den Ganglien der Stomodaealnerven des *Limulus* und den Labralnerven der Mandibulaten für homolog zu erachten. Für eine Deutung, wie sie REMPEL und LEGENDRE vornehmen, fehlen vorerst weitere Indizien.

Die Tatsache, daß auch heute noch so stark verschiedene Auffassungen vertreten werden, zeigt, daß das Tatsachenmaterial noch immer nicht ausreicht, um eine endgültige morphologische Deutung des Arthropodenkopfes vorzulegen. Ein weiterer Grund für die Unstimmigkeiten darf aber in der Forschungsmethode erblickt werden. So spielt bei der Verwendung ontogenetischer Befunde für die phylogenetische Rekonstruktion die biogenetische Regel eine bedeutende Rolle. Es darf aber nicht verkannt werden, daß gerade bei der vorliegenden Frage Caenogenesen eine erhebliche Rolle spielen können. Wenn deshalb die Leistungsfähigkeit dieser Regel nicht überschätzt werden darf, so bietet sie doch bei umsichtiger Anwendung im Rahmen der Homologien-Forschung eine

gute Möglichkeit, phylogenetische Prozesse zu rekonstruieren und hochevoluierte Strukturen auf ihren stammesgeschichtlichen Ausgangspunkt zurückzuführen.

In einer Reihe von Untersuchungen, die dem vorliegenden Problem gewidmet sind, versuchen wir zur Zeit, einer Lösung näherzukommen. In diesem Sinne betrachte ich die oben vorgetragene Auffassung nicht als eine Entscheidung des Problems. Sie entspricht einer Hypothese, wie sie mir nach der Auseinandersetzung mit den bestehenden Auffassungen und den zum Teil neu erarbeiteten Ergebnissen als die wahrscheinlichere erscheint. Sie sei hiermit zur Diskussion gestellt. Sie mag durch neue positive Befunde ergänzt, revidiert oder verworfen werden.

Schrifttum

Binard und R. Jeener: Sur l'existence de cavités coelomiques dans le segment palpaire des Polychaetes, Recueil Inst. Zool. Torley-Rousseau **1** (1928).

Buddenbrock, W. v.: Vergleichende Physiologie II. Nervenphysiologie. Basel 1953.

Butt, F. H.: The role of the premandibular or intercalary segment. Trans. Amer. entom. Soc. **73** (1957).

— Head development in Arthropods. Biol. Rew. **35** (1960).

Cannon, G.: On the feeding mechanism of *Nebalia bipes*. Trans. Roy. Soc. Edingburg **55** (1927).

— und S. M. Manton: On the feeding mechanism of a mysid Crustacean *Hemimysis lamornae*. Trans. Roy. Soc. Edingburg **55** (1927).

Chaudonneret, J.: La morphologie cephalique de *Thermobia domestica* (Pack.) (Insecte Aptérygote Thysanoure). Ann. Sci. Nat. Zool. (11) **12** (1950).

— A propos de l'origine embryonaire du crane des Insectes. Bull. Soc. Zool. France **83**.

Dahl, E.: To the question of larval segments and brain structure and theire bearing upon Crustacean phylogeny. Kungl. Fysiogr. Salls. Lund, Förh. **24** (1954).

— On the differentiation of the topography of the Crustacean head. Acta Zool. **37** (1956).

Dawydoff, C.: Développement embryonaire des Arachnides. Traité de Zoologie **6**. Paris 1949.

Dohle, W.: Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Viller) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. Diss. Kiel 1963.

Eastham, L. E. S.: The embryology of *pieris rapae*. Organogeny. Phil. Trans. B. **219** (1930).

Fränsemeyer, L.: Zur Frage der Herkunft des metanauplialen Mesoderms bei *Artemia salina*. Ztschr. wiss. Zool. **152** (1939).

Fahlander, K.: Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. Zool. Bidr. Uppsala **17** (1938).

Fechter, H.: Anatomie und Funktion der Kopfmuskulatur von *Cylindroiulus teutonicus* (Pocock). Zool. Jahrb. Anat. **79** (1961).

Ferris, G. F.: The contradictions of the Insect Head. Microentomology **12** (1947).

Giesbrecht, W.: Crustacea. Langs Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere **4** (1921).

Gräber, H.: Über die Gehirne der Amphipoden und Isopoden. Ztschr. Morph. und Ökol. d. Tiere **26** (1933).

Green, J.: A biology of Crustacea. London 1961.

Gottlieb, K.: Über das Gehirn des Skorpions. Z. f. wiss. Zool. **127** (1926).

Haffner, K. v.: Über den Bau und den Zusammenhang der wichtigsten Organe des Kopfendes von *Hyalinöcia tubicola* Malmgren (Polychaeta, Eunicidea, Onuphiidae), mit Berücksichtigung der Gattung *Eunice*. Zool. Jahrb. Anat. **77** (1959).

Hanström, B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928.

— Bemerkungen über das Gehirn und die Sinnesorgane der Onychophoren. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2 **31** (1935).

Henry, L.: The cephalic nervous system of *Limulus polyphemus* (Arthropoda, Xiphosura). Microentomology **15** (1950).
Heymons, R.: Die Entwicklungsgeschichte der *Scolopender*. Zoologica **13** (1901).
— Entwicklung und Morphologie der Solifugen. Congr. Int. Zool. (1904).
Hickman, V.: The embryology of the syncarid Crustacean *Anaspides tasmaniae*. Pap. Roy. Soc. Tasmania 1936.
Holmgren, N.: Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten. Onychophoren etc. Vet. Ak. Handl. **56** (1916).
Hupé: Classe des Trilobites. Traité de Palaeontologie **3** (1953).
Ivanov, P.: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Z. Morph. Ökol. d. Tiere **10** (1928).
— Die embryonale Entwicklung von *Limulus polyphemus*. Acta Zool. **14** (1933).
Kaestner, A.: Chelicerata. Handb. d. Zool. v. Kükenthal **3**, 2. Hälfte (1940).
Kishinouye, K.: On the development of *Limulus longispina*. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Japan **5** (1893).
Legendre, R.: Contribution à l'étude du développement embryonaire des Araignées. Bull. Soc. Zool. France **83** (1958).
Manton, S. M.: On the embryology of a mysid Crustacean. *Hemimysis lamornae*. Phil. Trans. Roy. Soc. London **216** (1928).
— On the embryology of the Crustacean *Nebalia bipes*. Ibid. **223** (1934).
— Studies on the Onychophora VII, the early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology of the Arthropoda Ibid. **233** (1948).
— Concerning head development in the Anthropods. Biol. Rev. **35** (1960).
Montgomery, Th.: Development of *Theridium*. J. Morph. **20** (1909).
Pflugfelder, O.: Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis* n. sp. Zool. Jahrb. Anat. **69** (1948).
Pappenheim, P.: Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus*. Z. wiss. Zool. **74** (1903).
Reisinger, E.: Die Lösung des *Parergodrilus*-Problems. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere **48** (1960).
Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig 1956, 2. Aufl.
— Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Verh. D. Zool. Ges. Mainz 1950.
Rempel, J. G.: The embryology of the black widow spider *Latrodectus mactans*. Canad. J. Zool. **35** (1957).
Roonwall, M. L.: Studies on the embryology of the african migratory locust *Locusta migratoria*. Phil. Trans. Roy. Soc. **227** (1937).
Scholl, G.: Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotanais oerstedi*). Diss. Kiel 1962.
Shiino: Studies on the embryology of *Squilla oratoria* de Haan. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B, **17** (1942).
Siewing, R.: Zum Problem der Polyphylie bei Arthropoden. Z. wiss. Zool. **164** (1960).
— Über mehrphasige morphogenetische Vorgänge und deren Bedeutung für die Keimblätterlehre. Zool. Anz. **164** (1960).
— Studies in malacostracan morphology: Results and problems. Bull. of Mus. of Comparat. Zool. of the Harvard Univ. 1962 (im Druck).
Silvestri: Sulle appendici de capodegli „Japygidae" etc. Congr. intern. d'Entomologie Paris 1933.
Sinclair, G. W.: Muscles cars in the ordovician Trilobite *Illaenus*. Amer. J. Sci. **245** (1947).
Snodgrass, R. E.: Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smithon. Miscellaneous Coll. **97** (1938).
— Facts and theories concerning the Insects head. Smith Miscell. Coll. **142** (1960).
Störmer, L.: Studies on Trilobite morphology II. Norsk. geol. tidskr. **21** (1942).
— On the relationship and phylogeny of fossil and recent Arachnomorpha. Skrift. Norske Vidensk.-Acad. Oslo **1** (1944).
— Classe des Trilobites. Traité de Zool. **6** (1949).

Tiegs, O. W.: The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. micr. Sci. **82** (1940).
— The development and affinities of Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. micr. Sci. **88** (1947).
Wallstabe, P.: Entwicklungsgeschichte der Araneiden. Zool. Jahrb. Anat. **26** (1908).
Walcott, C. D.: Appendages of Trilobites. Smith. Misc. Coll. **67** (1918).
Weber, H.: Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. **9** (1952).
Weygoldt, P.: Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.). Zool. Jahrb. Anat. **77** (1958).
— Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians*. Zool. Jahrb. Anat. **79** (1961).
Wiesmann, R.: Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Carausius morosus* 3: Entwicklung und Organogenese der Cölomblasen. Jena 1926.
Wigglesworth, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel 1959.

Vermutete äußere Anzeichen einer Kopfsegmentierung bei den Arthropoden

Von

S. L. Tuxen[1]

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 31. Dezember 1962)

Beim vorigen Symposion wurde ich gebeten, diesmal in bezug auf die Kopfmetamerie der Insekten eine „erweiterte Diskussionseinlage" zu geben, d. h. also vorbereitet. Nun ist es ja nicht leicht, gegen etwas noch Unbekanntes eine Diskussion vorzubereiten, und mit Herrn Siewing bin ich deshalb übereingekommen, daß ein kleiner Diskurs über die vermuteten äußeren Segmentgrenzen am Kopfe vielleicht nicht unangebracht sei, weil er selbst dieses rein morphologische Problem nicht berühren wolle; das ist zwar an und für sich etwas negativ, denn m. E. haben die wenigsten dieser Nähte eine segmentale Bedeutung, es stellt sich vielmehr die Frage, ob überhaupt welche.

Am Insektenkopf hat man die in Abbildung 1 abgebildeten Nähte nachgewiesen oder supponiert. Snodgrass hat später das Wort Sutur für viele der Nähte aufgegeben, und zwar mit Recht, denn in den meisten Fällen handelt es sich um Versteifungen im Chitin und nicht um Nähte wie am Wirbeltierschädel; er ersetzt Sutur mit Sulcus in solchen Fällen; es ist wichtig, den Unterschied zu verstehen, aber im Namen scheint er mir weniger bedeutungsvoll.

Die berühmteste Sutur ist die Epicranialnaht oder Y-förmige Naht, aus einer medianen Coronarsutur und zwei divergierenden Suturen bestehend. Diese wurden als Frontalsuturen bezeichnet, wenn sie vor den lateralen Ocellen liegen, als Postfrontalsuturen, wenn sie hinter diesen vorbeiziehen. Sie kön-

[1] Dr. S. L. Tuxen, Zoologisk Museum, Krystalgade, Kopenhagen, Dänemark.

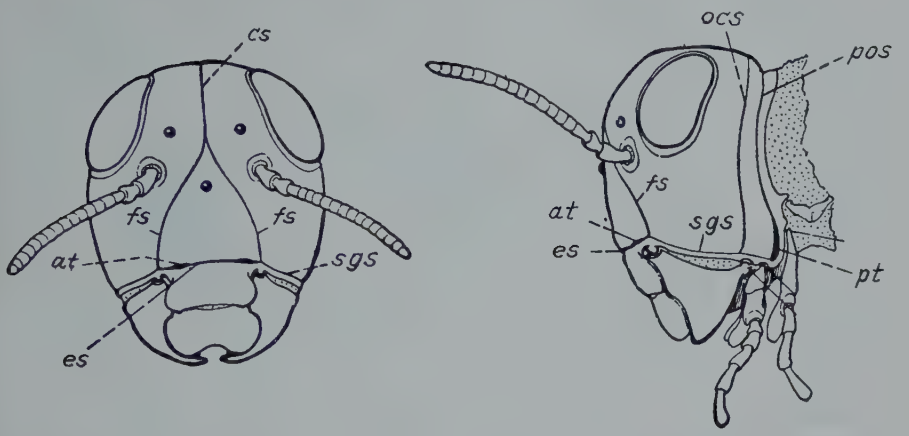


Abb. 1. Kopfsuturen nach Snodgrass. *cs* Coronarnaht, *es* Epistomalnaht, *fs* Frontalnaht, *ocs* Occipitalnaht, *pos* Postoccipitalnaht, *sgs* Subgenalnaht, *at* und *pt* vordere und hintere Tentorialeinstülpung. — Nach Snodgrass 1935

nen bis zu den vorderen Einstülpungen des Tentoriums reichen und sich in der Weise mit der Epistomal- oder Frontoclypealsutur vereinigen, die diese verbindet und Clypeus von „Frons" abgrenzt. Diese Epistomalsutur kann sich in eine Subgenalsutur fortsetzen, wie Snodgrass und DuPorte gegen Ferris nachwiesen. Nach hinten, rings um das Foramen magnum verlaufend, zieht sich eine Sutur von der einen hinteren Einstülpung des Tentoriums zu der anderen, die Postoccipitalsutur, und vor dieser bisweilen eine zweite, unvollständige, die Occipitalsutur, die vor dem hinteren Mandibulargelenk ansetzt. Diese Suturen sind alle Sulci mit Ausnahme von der Y-förmigen Naht, die eine Häutungsnaht ist.

Eine andere Auffassung hierüber hat nun aber der Stanford-Entomologe Ferris, über den ich einige Worte einfügen möchte. Er war im allgemeinen bewußt anderer Meinung als Snodgrass; und da er ein incitierender Mensch war und didaktisch begabt, erwarb er sich einen Schülerkreis, der so produktiv ward, daß sich Weber 1951 versucht fühlen konnte, ihn und Snodgrass als „zwei der bedeutendsten Articulatenmorphologen der Gegenwart" zusammenzustellen. Aus wenigstens einem Grunde hätte Weber auf der Hut sein dürfen; während nämlich Ferris 1942 seine Lehrsätze, die zu beweisen waren, aufstellte, und alle seine eigenen folgenden Arbeiten und die seiner Schüler diese Lehrsätze auch ins einzelne bewiesen, ließ Snodgrass immer seine Betrachtungen und Theorien von den neueren Untersuchungen beeinflussen, was etwas Flimmerndes geben konnte, was aber letzten Endes die Wissenschaft besser fördert. Ferris war ein Demagoge, der seine Thesen mit Gewalt beweisen wollte; die von seiner Schule gemachten Untersuchungen sind deshalb alle zu überprüfen.

In Abbildung 2 ist Ferris' Auffassung mit der von Snodgrass zusammengestellt. Nach Ferris setzt sich die Postfrontalsutur nach hinten in eine Temporalsutur fort, und noch weiter hinten in eine Prämandibularsutur,

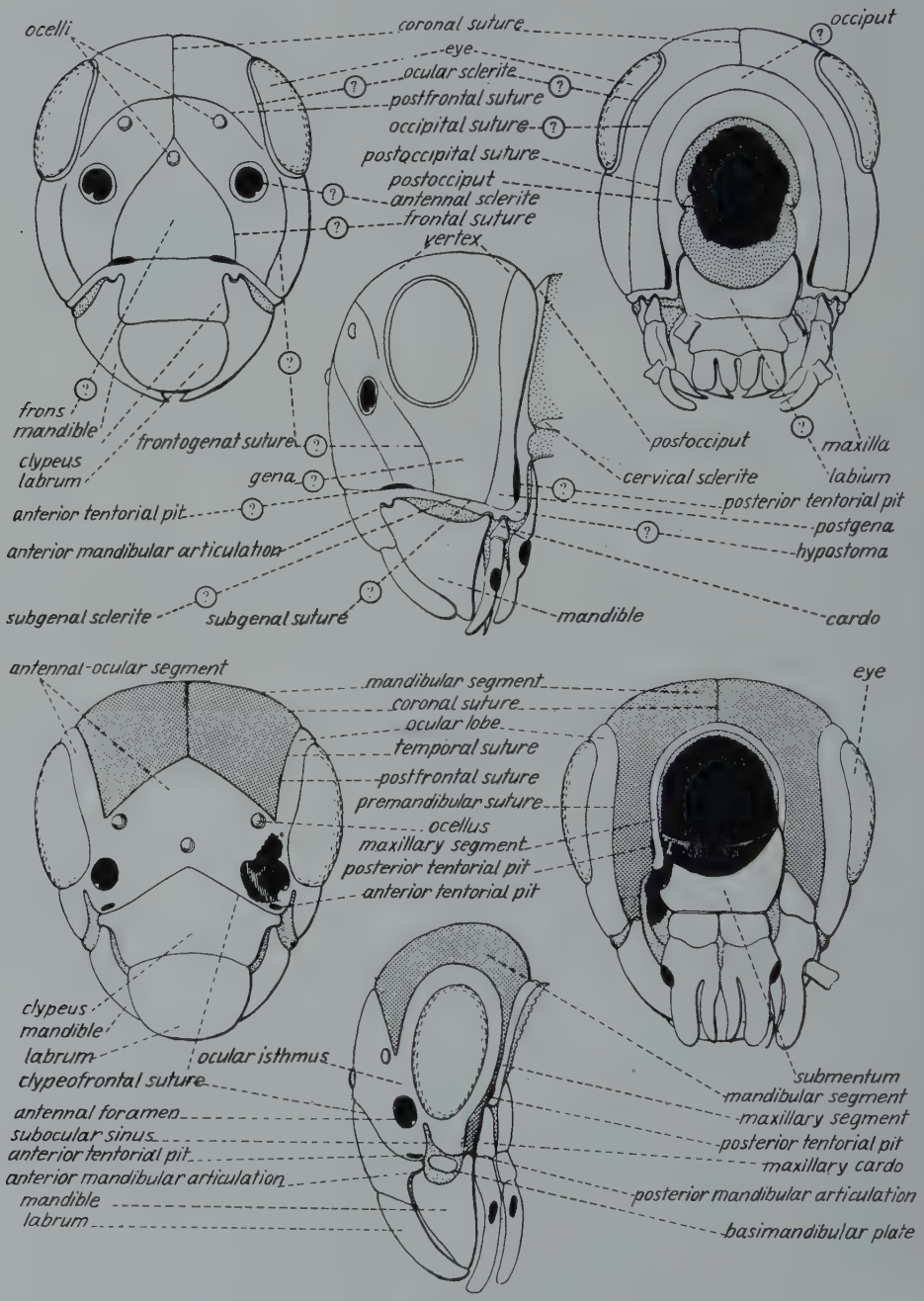


Abb. 2. Kopfsuturen nach Snodgrass (oben) und Ferris (unten). — Nach Ferris 1942

die die erwähnte Occipitalsutur ist. Dies ist seine „große Sutur", die er später (1943 p. 10) jedoch nur als Prämandibularsutur bezeichnet haben will. Er betont ferner ausdrücklich, daß nur die Postfrontalsutur existiert, dagegen keine Frontalsutur. Ich werde später auf die große Sutur zurückkommen, hier aber die Frage Frontal- ctr. Postfrontalsutur erwähnen.

Abbildung 3 löst nämlich endgültig diese Frage. Sie ist SNODGRASS 1947 entnommen und zeigt den Verlauf der Y-förmigen Häutungsnaht bei verschiedenen Insekten. Die Verschiedenheit ist sehr eindrucksvoll dargestellt; die beiden Arme des Y können sich vor den Antennen oder zwischen den Antennen und den Augen hinziehen; SNODGRASS gibt also zu, daß die Frontal- und die Postfrontalsutur identisch sind, nämlich die Häutungsnaht. Sie kann sogar mitten durch die Augen gehen, was wohl für eine Segmentgrenze unwahrscheinlich wäre. Auch kann die mediane Coronarsutur obliterieren, oder im Gegenteil die ganze Funktion übernehmen.

Wie die Suturen auch verlaufen, trennen sie aber immer die Muskeln der Mandibeln von den Facialmuskeln, die wieder durch das Frontalganglion in eine vordere, clypeale, zum Cibarium ziehende Gruppe und eine hintere, frontale, zu Labrum und Hypopharynx ziehende Gruppe zerfällt (Abb. 4). Es regt dies die Frage über die segmentale Angehörigkeit von Labrum an, die ich aber hier ganz außer acht lasse; sie ist wohl die verwickeltste aller Metamerie fragen des Arthropodenkopfes. Es regt auch die Frage an, eine wie große Konstanz man den Muskeln beimessen darf. WEBER schreibt 1951 (p. 68), daß man einig sei, die Insertionen der Muskeln werden mit „großer Zähigkeit beibehalten", daß aber die Ursprungsstellen eventuell „wandern" können. Das ist nun eigentlich eine überflüssige Distinktion, denn, wenn beides variabel wäre, dann wüßten wir ja gar nicht, mit welchem Muskel wir es zu tun hätten, etikettiert sind sie ja leider nicht. SNODGRASS behauptet nun im allgemeinen eine gewisse Konstanz dieser Ursprungsstellen, DUPORTE dagegen nicht. Jedenfalls aber wäre es leichtsinnig zu schließen, der Teil des Vertex, an dem die Mandibelmuskeln ihren Ursprung nehmen, sei als Mandibelsegment anzusehen, der vordere Teil, Frons, wo die Labial- und Hypopharyngealmuskeln entspringen, sei dem Interkalarsegment angehörig, und die Frontalsutur unterscheide diese Gebiete. Das verbieten schon die Fälle, wo diese Sutur die Augen teilt!

Obwohl FERRIS (1944 p. 81) eben nicht die Konstanz der muskulären Ursprungsstellen zugeben will, begeht er gerade diese Leichtsinnigkeit, wie Abbildung 2 zeigt. Er erkennt zwar nicht die Existenz eines Interkalarsegmentes an und nennt deshalb den „frontalen" Anteil das Antennensegment, aber die (Post)-Frontalsutur ist bei ihm die Grenze als Teil seiner „großen Sutur". Übrigens ist diese Sutur gar nicht stichhaltig, denn sie verläuft auf keinen Fall wie von FERRIS angegeben. Als Grundlage für seine Auffassung der Sutur nimmt er Verhältnisse bei *Scutigerella* (einem Symphylen), die weder SNODGRASS noch ich selbst haben bestätigen können (Abb. 5). Seine große Sutur überquert einfach feste oder jedenfalls deutliche Kopfkapselstellen, wie unter den Antennen und oben am Vertex. Aber dazu kommt noch eine Komplikation. FERRIS faßt diese Epicranialsutur bei den Symphylen als mit der Epicranialnaht der Insek-

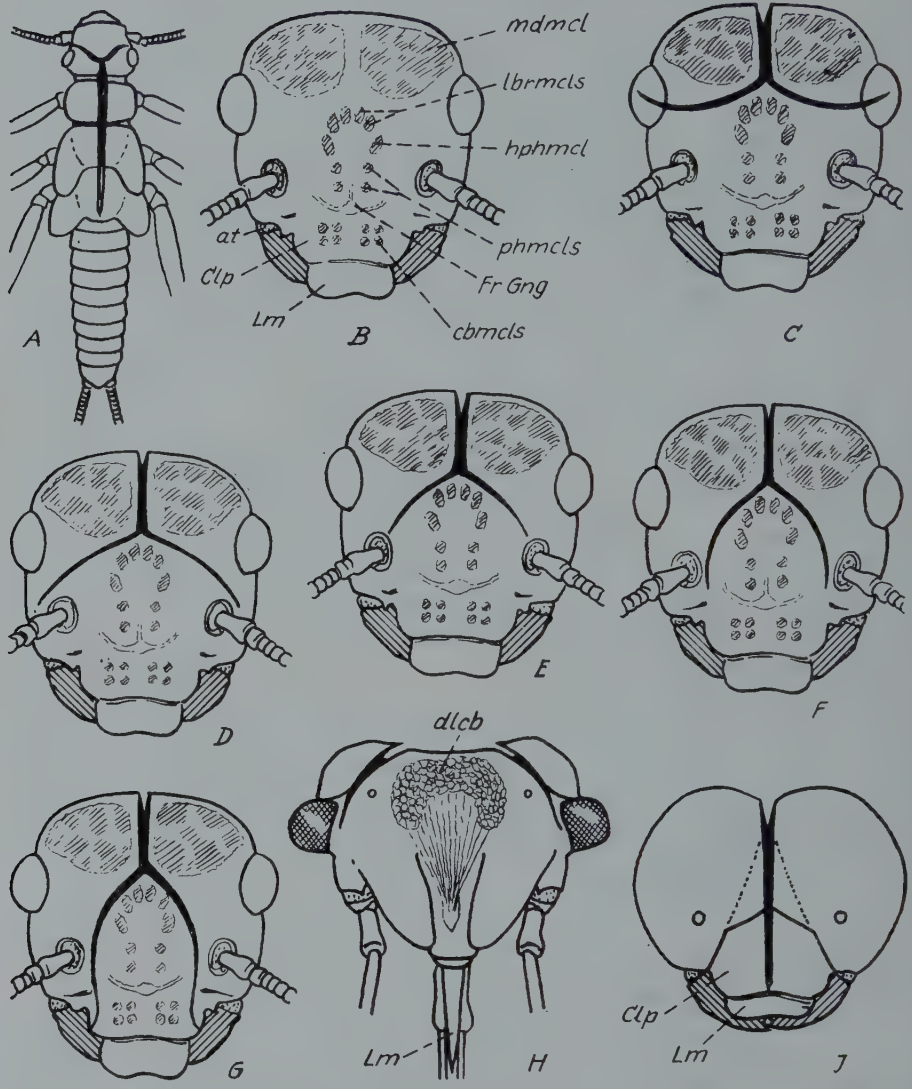


Abb. 3. Beispiele vom Verlauf der Epicranialnaht bei verschiedenen Insekten. Schematisch. *A* Plecoptera, *B* Schema, *C* Odonata, *D* Plecoptera, *E* Pediculus, *F* Coleoptera, *G* Neuroptera, *H* Hemiptera, *I* Vespidae. — *at* vordere Tentorialeinstülpung, *Clp* Clypeus, *Lm* Labrum, *FrGng* Frontalganglion, *cbmcls*, *hphmcl*, *lbrmcls*, *mdmcl* und *phmcls* Muskeln für Cibarium, Hypopharynx, Labrum, Mandibeln und Pharynx. — Nach Snodgrass 1947

ten identisch auf, weshalb auch seine „große Sutur" von den Symphylen auf die Insekten direkt übertragbar sei. Wie gesagt, ist die Y-förmige Sutur der Insekten eine Häutungslinie, aber die Symphylen lösen nicht ihre Haut längs dieser Linie, sondern wie alle Myriapoden längs einer Querlinie am Hinterrande des Kopfes. Es ist auch ganz deutlich, daß die Y-förmige Sutur der Symphylen einem teilweise sehr wohl entwickelten inneren Apodem entspricht.

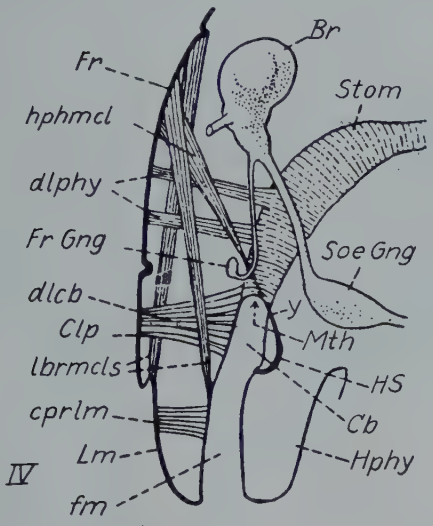
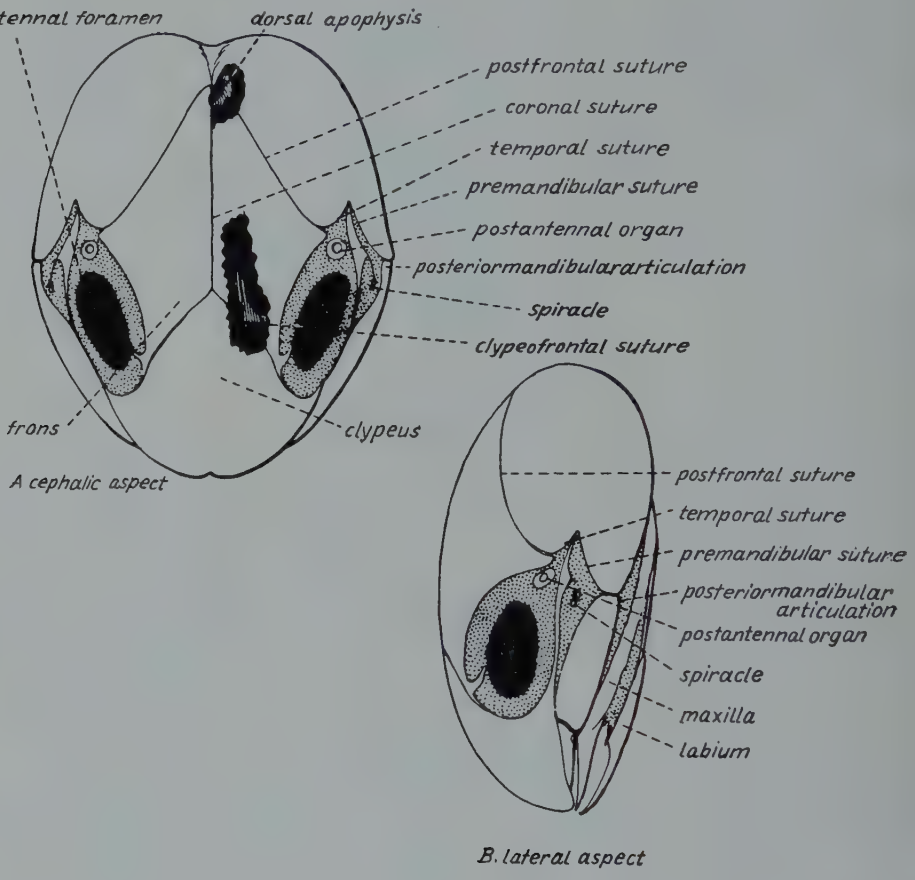


Abb. 4. Schematischer Schnitt durch den vordersten Teil des Insektenkopfes. *Br* Gehirn, *Cb* Cibarium, *Clp* Clypeus, *Fr* Frons, *FrGng* Frontalglanglion, *Hphy* Hypopharynx, *HS* Hypopharynx-Suspensorium, *Lm* Labrum, *Mth* Mund, *SoeGng* Suboesophagealganglion, *Stom* Stomodaeum, *cprlm*, *dlcb*, *dlphy*, *hphmcl* und *lbrmcls* Muskeln für Clypeus. Cibarium, Pharynx, Hypopharynx und Labrum. Nach SNODGRASS 1947

Dies macht natürlich sofort alle FERRIS' Spekulationen zunichte, aber es führt uns auch darauf zu überlegen, ob alle Epicranialsuturen homolog seien. Um von meinen eigenen Untersuchungen Gebrauch zu machen, gebe ich in Abbildung 6 ein Bild der Verhältnisse bei den Proturen. Median am Hinterrand des Kopfes findet sich eine kurze Versteifung, die als Occipitalapodem benannt worden ist. Am *Eosentomon* ist sie sogar distal mit zwei seitlichen Auswüchsen versehen und ist als reduzierte Y-förmige Sutur interpretiert worden. Die Proturen häuten sich aber wie die Collembolen und Myriapoden mittelst einer Querspalte am Kopf-Hinterrande entlang, und das Occipitalapodem nimmt daran keinen Anteil. Es kann die Andeutung einer Verwachsungslinie sein, wo die embryonalen Kopfloben sich dorsal vereinigen, und es ist gezeigt worden, daß eine ähnliche Medianversteifung bei anderen Insekten in der Weise gebildet worden ist. Die epicraniale Häutungsnaht kann sich also mit andersartig gebildeten Versteifungen überdecken, und bei den Symphylen und Proturen sind nur diese letzteren vorhanden. — Übrigens zeigt Abbildung 6 verschiedene Suturen oder Linien, die zwar auch als segmentale oder subsegmentale Abgrenzungen gedeutet worden sind, deren von mir geschilderter Verlauf quer durch die Borstenbasen eine solche Deutung ausschließt. Übrigens sind sie bei den am meisten spezialisierten Proturen, z. B. *Acerentomon*, sehr deutlich, bei den primitiven Typen fast nicht zu sehen (TUXEN, im Druck).

Zwei weitere Suturen müssen noch erwähnt werden, die Occipitalsutur und die Postoccipitalsutur. Erstere ist gewöhnlich nur ventral vorhanden und nimmt ihren Ursprung gerade vor dem primären, hinteren, Gelenk der Mandibel. Sie könnte also der Rest einer Segmentgrenze zwischen dem Interkalar- und Mandibelsegment sein, aber nur ihre Stellung deutet darauf (FERRIS' Präman-



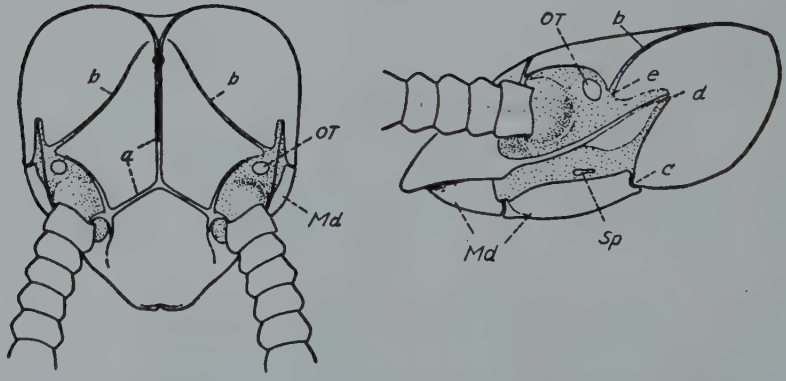


Abb. 5. Die Kopfsuturen von *Scutigerella* nach Ferris (oben) und Snodgrass (unten). *Md* Mandibel, *OT* Tömösvarysches Organ. *Sp* Kopfspirakel. *a—e* die Kopfnähte. — Nach Ferris 1942 und Snodgrass 1947

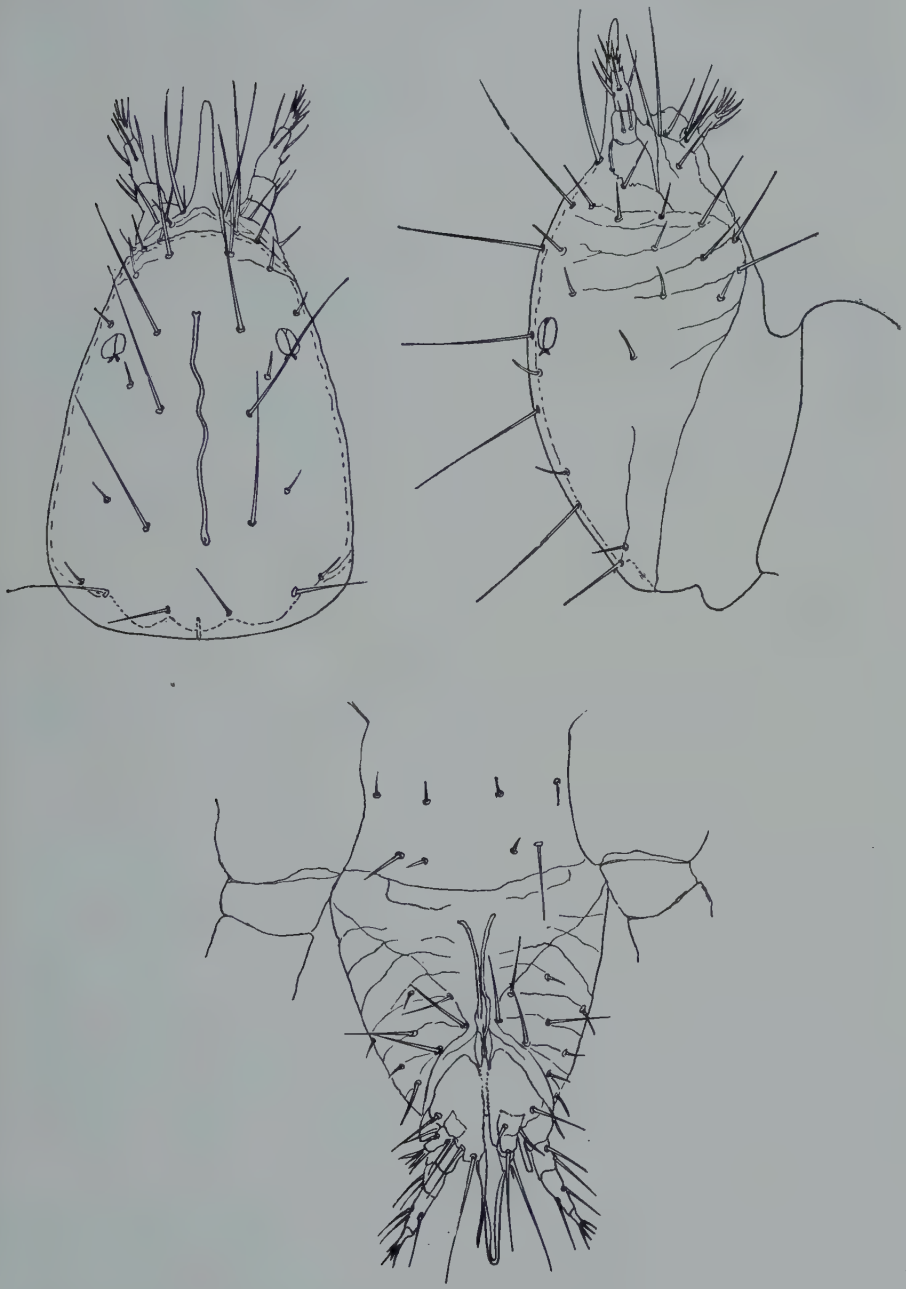


Abb. 6. *Acerentomon gallicum* Ion. (Protura). Kopf von oben, von der Seite und von unten. — Orig.

dibularsutur). Sie ist der äußere Ausdruck einer Chitinversteifung. Die Postoccipitalsutur überquert immer den Kopf in kurzem Abstand vom Foramen magnum und ist auch der äußere Ausdruck einer Chitinversteifung, die als Muskelanheftungsstelle dient, und zwar für die Muskel vom Cervix und Prothorax. Diese Sutur setzt immer zwischen der Eingliederung der Maxille und der des Labiums an, und die hintere Tentorialeinstülpung liegt immer ventral in ihr.

Diese Sutur ist so konstant und so charakteristisch, daß es die allgemeine Meinung ist, sie vertrete tatsächlich eine Segmentgrenze, und zwar zwischen dem Maxillar- und Labialsegment. Nur FERRIS ist natürlich anderer Meinung, nämlich, daß sie die Grenze zwischen dem Mandibular- und Maxillarsegment sei. Das Labialsegment sei ihm zufolge nur in dem Basalteil vom Labium vorhanden, in dem Submentum, das von einigen auch als Labialsternum aufgefaßt wird, von anderen, wohl richtiger, nur als die verwachsenen Basalteile der Labialgliedmaßen. — Falls sie aber wirklich eine Segmentgrenze ist, muß sie die Grenze der primären Segmentierung im Sinne von SNODGRASS (1935 p. 73) andeuten, und die entsprechende zwischen Labialsegment und Prothorakalsegment sei dann verschwunden, denn die prothorakalen dorsalen Muskeln ziehen vom Postoccipitalsutur-Apodem direkt an das mesothorakale Antecostal-Apodem — was ja auch sehr wohl möglich ist.

Alle diese Betrachtungen beziehen sich nun hauptsächlich auf die äußere Chitinmorphologie; FERRIS verleugnet (gar so spät wie 1953 p. 4) völlig die Verbindung der Morphologie mit der Funktion, während SNODGRASS, DUPORTE und die meisten anderen Morphologen im Gegenteil meinen, nur durch die Funktion sei die Morphologie zu verstehen. In bezug auf die Segmentierung des Kopfes müßte ja deshalb zu allererst diskutiert werden, was man als Kriterium für die Beurteilung der äußeren Suturen als Segmentgrenzen annehmen muß. FERRIS braucht ursprünglich nur eine Schätzung nach superfizieller Betrachtung, später bezieht er sich durchgehend auf die Innervierung, indem er sich auf einer langen Reihe von Untersuchungen durch seine Schülerin, Miß HENRY, stützt. Diese haben sich nun leider in einigen Beziehungen (siehe u. a. DAHL 1956 p. 125) als so fehlerhaft erwiesen, daß sie ohne erneute Prüfung als Grundlage wegfallen. SNODGRASS bezieht sich weitgehend auf die Muskulatur, die er, wie gesagt, als recht konservativ betrachtet, also, daß die Muskeln der zu einem Segment gehörigen Gliedmaßen mehr oder weniger untrügbar von der zu demselben Segment gehörigen Oberfläche ausgehen. DUPORTE dagegen betont ausdrücklich, daß „muscles are purely functional structures which commonly change their attachments in the interest of mechanical efficiency" (1957 p. 68).

Es ist nicht hier meine Aufgabe, den Wert dieser Voraussetzungen zu prüfen; wie so oft in der Naturwissenschaft kann keines der Kriterien alleine stehen, sondern sie müssen zusammen und in Verbindung mit der Embryologie beurteilt werden. Wieweit eine zu strikte durchgeführte Schlußfolgerung aus gegebenen Prämissen führen kann, möchte ich mit einem nicht einzig stehenden Beispiel zeigen.

Wohl sehr wenige Wissenschaftler haben eine so präzise und minutiös durchgeführte anatomische Untersuchung eines Insektenkopfes geliefert wie CHAUDONNERET in bezug auf den Kopf von *Thermobia domestica*. Seine Technik und seine klare Auffassung der Problemstellung sind gleich bewundernswert. Nichtsdestoweniger schließt er auf Grund seiner Auffassung vom Muskel- und Innervations-Konservatismus in einer Kartenskizze auf eine Metamerie des *Thermobia*-Kopfes, wie Abbildung 7 zeigt. Ganz abgesehen von dem sehr zweifelhaften,

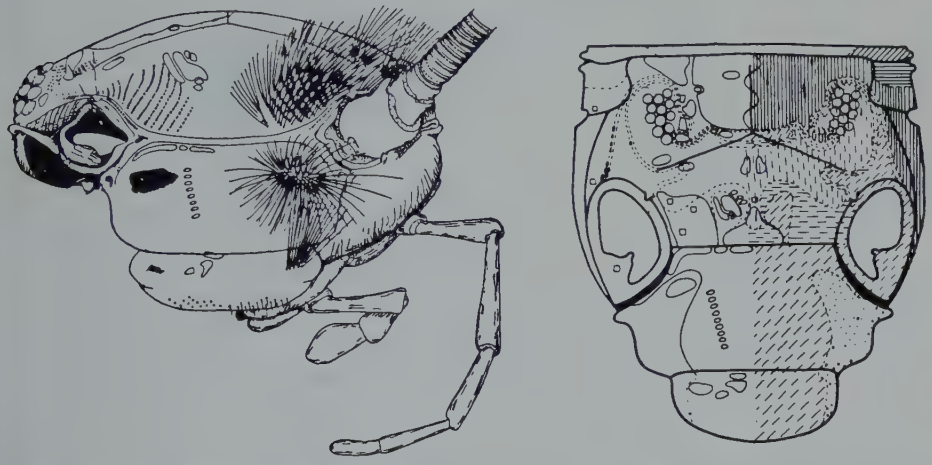


Abb. 7. *Thermobia domestica* Pack. (Thysanura). Kopf von vorne (links) und schematisch ausgebreitet. Strichpunktiert senkrecht Protocephalon, waagerecht Deutocephalon, schräg Tritocephalon, punktiert Superlingualsegment, gestrichen senkrecht Mandibularsegment, waagerecht Maxillarsegment, schräg Labialsegment, weiß Prothorakalsegment. — Nach CHAUDONNERET 1950

zwischen dem Interkalar- und Mandibularsegment supponierten Superlingualsegment scheint mir eine solche Landkarte außerhalb jeder Form von Natur zu stehen. Die korrekte Schlußfolgerung wäre eher die, daß die eventuellen Ursprungssegmente eine untrennbare Verbindung eingegangen seien, so wie man auch nicht die einzelnen Komponente eines Konglomerats nach einem Schmelzungsprozeß herausfinden kann.

Eine weit einfachere Auffassung äußerer Kopfmetamerie muß noch erwähnt werden, nämlich die von SHAROV (1959) dargelegte. Die höchst interessante fossile Apterygoten-Ordnung Monura mit der Gattung *Dasyleptus* aus dem unteren Perm wurde 1957 von ihm beschrieben, und bei einigen Exemplaren meint er, deutliche Segmentgrenzen zwischen den Mandibular-, Maxillar- und Labialsegmenten sehen zu können (Abb. 8). 1959 (p. 177—78) vergleicht er diesen Kopf mit dem Kopf vom ersten Larvalstadium von *Lepisma saccharina* L., dessen embryonale und postembryonale Entwicklung er 1953 in einer schönen Arbeit verfolgt hat. 1959 (hier Abb. 8) zeichnet er eine deutliche vordere Grenze eines Maxillarsegmentes, die er doch 1953 nicht erwähnt. Das Labialsegment zeichnet er sowohl 1953 als 1959 als einen ununterbrochenen Ring. Ob diese Suturen wirklich sind oder bloß Präparationsphänomene, wage ich nicht zu sagen;

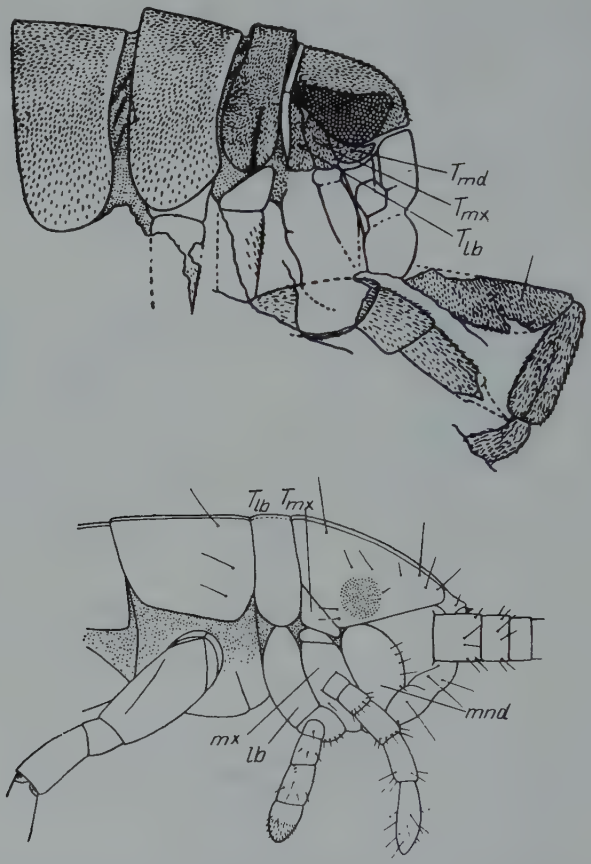


Abb. 8. Kopf von *Dasyleptus* (oben) und erstem Larvenstadium von *Lepisma* (unten). *Tmd, Tmx und Tlb,* Tergite von den Mandibular-, Maxillar- und Labialsegmenten. — Nach Sharov 1957 und 1959

beim einzigen Exemplar von *Dasyleptus,* das ich gesehen habe, war der Kopf zu sehr zerstört. Als Anzeichen einer primären Kopfmetamerie wären sie natürlich von höchstem Interesse, aber selbst, wenn die Linien wirkliche Suturen darstellen, beziehen die Betrachtungen sich nur auf die äußere Morphologie; weitere Untersuchungen wären sehr erwünscht.

Als einzige einigermaßen mögliche Segmentgrenze bleibt nur noch die Postoccipitalsutur, die gleichsam eine spätere Anreihung des Labialsegmentes an den Kopf andeutet. Ich möchte in dieser Verbindung eine ingeniöse, aber leider sicher nicht richtige Theorie meines hochgeschätzten Lehrers und Vorgängers Kai L. Henriksen kurz besprechen. Er war von der Maxilliped-Theorie von H. J. Hansen stark beeinflußt, der zufolge das Insektenlabium mit dem ersten Maxilliped der Crustaceen homolog sein sollte. (Ich war das damals auch.) Er betrachtete es deshalb als selbstverständlich, daß das Labialsegment dem Kopf der Insekten später einverleibt wurde als die übrigen Segmente. Er führte das

aber weiter, indem er die Trilobiten als Ausgangspunkt nahm. Die Glabellarfurchen deuteten s. E. Segmentgrenzen an, was auch STÖRMER meint, obgleich die Furchen nach ihm eher Apodeme für die Muskeln der Gliedmaßen entsprechen; und nun zeigte es sich, daß während der postembryonalen Entwicklung das letzte Segment sich eben später an den Kopf reiht als die übrigen (Abb. 9). Die 4 postoralen Gliedmaßen deutete er demnach als Mandibeln, zwei Maxillen und Maxil-

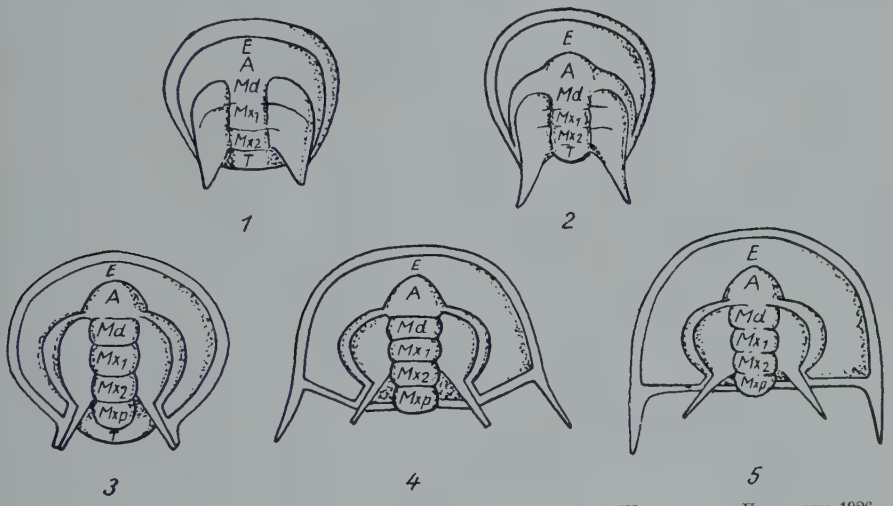


Abb. 9. Entwicklungsstadien von *Elliptocephala* (Trilobita). — Nach WALCOTT aus HENRIKSEN 1926

lipeden. Die Antennen wären Antennulen, und das zweite Antennenpaar verschwunden, wie bei den recenten Insekten. Durch seine Studien über die Häutungslinien, deren systematische Bedeutung er als erster erkannte (1932), wußte er aber, daß die Trilobiten durch *Limulus* als Vorläufer zu den Arachniden zu stellen waren, und die 5 Trilobitenkopfgliedmaßen + die 2. Antenne fand er dann in den 6 cephalothorakalen Gliedmaßen der Arachniden wieder, wobei er auch das 6. Paar als Maxilliped erklären zu können glaubte, weil es bei den Acarinen und Ricinulen ontogenetisch später erscheint als die übrigen (HENRIKSEN 1928). Das ganze schöne Gebäude baute er also schon in den zwanziger Jahren auf der „Maxillipedization" bei allen Arthropoden auf, was also in unserem Falle durch die Postoccipitalsutur zu erkennen wäre.

Der Gedanke war wohl insofern richtig, als die Trilobiten wirklich Vorläufer der Arachniden gewesen sind, und das Arachniden-Cephalothorax mehr ein Kopf als ein Thorax ist; aber das 6. Gliedmaßenpaar der Acarinen ist vor dem Larvenstadium schon da und verschwindet dann wieder (wie es bei den Ricinulen embryologisch ist, wissen wir nicht), die Cheliceren der Arachniden entsprechen wohl eher, durch die Innervierung, dem 2. Antennenpaar, und Spuren eines rudimentären 2. Antennenpaares bei den Trilobiten sind nie gefunden worden und wahrscheinlich nie dagewesen; kurz, die Verhältnisse sind bedeutend mehr verwickelt, als er glaubte. Aber richtig ist sicher, daß die Glabellarfurchen Seg-

mente andeuten, und richtig ist auch, daß ontogenetisch, phylogenetisch und verwandtschaftsmäßig immer wieder ein, zwei oder noch mehrere thorakale Segmente sich an den segmentierten Kopf anschließen. Daß es bei den Arachniden eben zwei gewesen sind, daran deuten die Verhältnisse bei *Koenenia* und den Solifugen; und daß unter den Crustaceen alle Graden in der Anknüpfung eines oder mehrerer thorakalen Segmente vorkommen, ist jawohl bekannt. Ein „Maxillipedizations"-Problem ist also wirklich vorhanden.

Mit diesem kleinen Teilproblem der Metamerie des Kopfes habe ich nur zeigen wollen, wie die Morphologie alleine versucht hat, der Sache beizukommen, und auch, daß sie es alleine nicht kann!

Schrifttum

Chaudonneret, J.: La morphologie céphalique de Thermobia domestica (Packard) (Insecte Aptérygote Thysanoure). Ann. Sci. Nat. Zool. (11) **12** (1950) 145—302.

Dahl, E.: On the differentiation of the topography of the Crustacean head. Acta Zool. **37** (1956) 123—92.

DuPorte, E. Melville: Observations on the morphology of the face in insects. Journ. Morph. **79** (1946) 371—418.

— The comparative morphology of the insect head. Annual Rev. Ent. **2** (1957) 55—70.

Ferris, G. F.: Some observations on the head of insects. Microentomology **7** (1942) 25—62.

— The basic materials of the insect cranium. Ibid. 8 (1943) 8—24.

— On certain evolutionary tendencies in the heads of insects. Ibid. **9** (1944) 78—84.

— On the comparative morphology of the Annulata. A summing up. Ibid. **18** (1953) 2—15.

Henriksen, K. L.: The segmentation of the tritobite's head. Medd. Da. Geol. For. **7** (1926) 1—32.

— Contribution to the interpretation of the cephalic segments of Arthropoda. IV. Int. Congr. Ent. Ithaca 1928 Vol. **II** (1929) 589—93.

— The manner of moulting in Arthropoda. Not. Ent. **11** (1932) 103—27.

Sharov, A. G.: Razvitie schtschetinochvostok (Thysanura, Apterygota) v svjazi s problemoi filogenii nasekomych. Trudy Inst. Morf. Živ. 8 (1953) 63—127,

— Svoeobraznye palcozoiskie beskrylye nasekomye novogo otrjada Monura (Insecta, Apterygota). Doklady Akad. Nauk SSSR **115** (1957) 795—98.

— O sisteme pervitschnobeskrylych nasekomych. Trudy Inst. Morf. Živ. **27** (1959) 175—186.

Snodgrass, R. E.: Principles of insect morphology. New York und London 1935.

— The insect cranium and the „epicranial suture". Smiths. Misc. Coll. **107** (1947) 7.

— Facts and theories concerning the insect head. Smiths. Misc. Coll. **142** (1960) 1.

Störmer, L.: Studies on trilobite morphology II. The larval development, the segmentation and the sutures, and their bearing on trilobite classification. Norsk Geol. Tidsskr. **21** (1942) 49—164.

— Idem III. The ventral cephalic structures with remarks on the zoological position of the trilobites. Ibid. **29** (1951) 108—58.

Weber, H.: Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. d. Zool. N. F. **9** (1952) 18—231.

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Über die Homologisierungsmöglichkeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäßen, Nerven) und Hohlräumen

Von

Adolf Remane[1]

(Eingegangen am 30. Januar 1963)

Das erste, sinnfälligste und zuerst anwendbare Kriterium für eine Homologisierung ist die gleiche Lage im Organismus. Seit Beginn der Homologienerforschung ist aber bekannt, daß die Lage eines Organs eine veränderliche Größe ist. In diesen Fällen ermöglichen die Verbindungen (connexions) der Organe oft die Klärung. Inwieweit sind nun diese Verbindungen selbst so veränderlich, daß sie ihren Wert für die Homologisierung verlieren? Als Verbindungen kommen in Betracht: 1. Muskeln mit ihren Insertionsstellen, 2. Blutgefäße, 3. Nerven. Keine dieser Verbindungen liefert in jedem Falle allein eine sichere Entscheidung über die Homologie eines Organs oder Bereichs, ihr Wert für die Klärung bleibt aber unbestritten, wie die Innervierung von Muskeln durch den Facialis, von Sinnesknospen durch das Lateralis-System usw. zeigen. Durch empirisches Feststellen der „Treffer" und „Abweicher" können wir nun die Wertigkeit von Muskelinsertionen, Gefäßversorgung, Innervierung feststellen.

Hierfür können natürlich nur Fälle gewählt werden, in denen die Homologie des Organes, an das sich Muskeln, Gefäße oder Nerven begeben, durch andere Methoden bereits gesichert ist.

Der Wert der einzelnen Verbindungen ist sehr verschieden. Die Biologen gehen hier ebenso vor wie die Sprachforscher, die empirisch den Gehalt an alten Sprachformen in Ortschaften, Bergen und Flüssen ermitteln und feststellen, daß die Namen der Flüsse am häufigsten auf längst vergangene Sprachen hinweisen, also am konservativsten sind.

Auf Grund der Muskelinsertionen die Skelettbezirke aus Knochen, Kalkplatten oder Chitin homologisieren zu wollen, ist sehr gewagt, es sei denn, es handele sich um ganz nahe verwandte Formen. Muskelinsertionen verlagern sich in der Phylogenie schnell und intensiv, sei es, daß sich die Insertion ausbreitet, oder ganz neue Ansatzstellen gewinnt. Ich zitiere nur ein Beispiel: „Der Omohyoideus erstreckt sich in den meisten Fällen vom cranialen Rande der Scapula nach dem Zungenbein, wo er dicht neben dem Ansatz des Sternohyoideus inseriert. Der Muskel kann vom Coracoid und der Scapula (*Echidna*) oder von der Clavicula (Chiropteren) oder von der Scapula und Clavicula (*Troglodytes*) entspringen; er kann sich auf die Schulterfascie lokalisieren und zugleich neue Verbindungen mit den benachbarten Muskeln eingehen (Nonruminantien); er kann endlich neue Ursprünge an den Querfortsätzen der Halswirbel oder sogar

[1] Professor Dr. Adolf Remane, Zoologisches Institut, Kiel, Hegewischstr. 3.

am Humerus (Ruminantien) gewinnen" (NISHI 1938). Diese variablen Beziehungen zwischen Muskeln und ihren Insertionsstellen sind schon seit dem vorigen Jahrhundert bekannt. Der Versuch von FERRIS, die ursprüngliche Segmentierung der Kopfkapsel der Insekten von den Insertionsstellen der Muskeln aus zu rekonstruieren, ist daher methodisch ganz verfehlt. Ich stimme der Kritik von SIEWING voll zu. Selbstverständlich können Muskelinsertionen manche Auskunft geben. Die serial angeordneten Insertionsstellen der fossilen Monoplacophoren führten schon zu dem Schluß, daß bei ihnen Schale und Eingeweidesack nicht gedreht seien wie bei den Gastropoden und ihr segmentaler Bau stärker sein müsse als bei diesen. Diese Schlüsse wurden durch die später entdeckten rezenten Monoplacophoren bestätigt. Aber für die Homologisierung der Insertionsorgane bleiben die Muskeln ein kaum verwendbares Mittel.

Nicht viel besser steht es mit den Blutgefäßen als Verbindungen zu bestimmten Organen. Es ist eine der erstaunlichsten Tatsachen der Phylogenie, daß gerade dieses Organsystem einer so intensiven Umgestaltung unterliegt. Es kommt hier nicht nur zur Verlagerung von „Bewässerungs- und Entwässerungsregionen" und zur Aufteilung eines ursprünglichen Gefäßes, es treten vielmehr auch Abänderungen ein, die wir von den Flußsystemen der Geographie kennen: Anzapfungen anderer Flußläufe, Dekapitierung usw. Sowohl ein Fluß wie ein Blutgefäß kann dann aus Stücken bestehen, die früher ganz verschiedenen Systemen angehörten. Die Vena cava der Wirbeltiere ist ein bekanntes Beispiel hierfür. Ebenso erstaunlich ist, daß gerade diese phylogenetischen Wandlungen in der Ontogenese in so hohem Maße rekapituliert werden. Die Ausbildung des Blutgefäßsystems erfolgt im Embryo mit ganz enormen Umlagerungen. Wenn wir aber auch die Geschichte des Blutgefäßsystems recht gut rekonstruieren können, so bleibt doch bestehen, daß es selbst für die Homologisierung von Organen auf Grund der Blutgefäßversorgung recht ungeeignet ist. Es gibt hier zuviel Substitutionen.

Wesentlich anders ist die Situation beim Nervensystem. Die Beziehung zwischen Nerv und innerviertem Organ ist hier so konservativ, daß die Innervierung ein gutes Hilfsmittel für Homologisierungen liefert.

Sehr deutlich formulieren es LUBOSCH und NISHI 1938: „Der Muskel ist der Endapparat eines motorischen Nerven. Diese intime Beziehung ist durch den ganzen Verlauf der Phylogenese streng erhalten, so daß die Nerven bei der Vergleichung und Ableitung eines Muskels die einzig sicheren Wegweiser darstellen. Die Homologie zweier Muskeln ist erst dann gesichert, wenn der Nachweis der Homologie ihrer motorischen Nerven geführt worden ist, wobei ihre Homologie nicht immer komplett (orthomolog JAKOBSHAGEN), sondern inkomplett (kathomolog) und besonders imitatorisch (allomerhomolog FÜRBRINGER) sein kann." Die Autoren gehen dann soweit, einheitliche Muskeln auf Grund mehrfacher Innervierungen als sekundär vereinte Komplexgebilde zu erklären. Einzelne Myomeren z. B. werden bei vielen niederen Fischen von mehreren Spinalnerven versorgt, sie sind plurisegmental innerviert (diplo- oder polyneur). LUBOSCH und NISHI schließen daraus: „So ist die Myomerie schon bei den niedersten Wirbeltieren strenggenommen keineswegs die primäre, sondern

eine aus zwei oder mehreren primären, durch teilweise Mischung von Myomerenmaterial sekundär entstandene zu deuten (Pseudomyomerie)." Diese absolute Anwendung der Innervierung als sicherer Indikator für die Homologie ist m. E. methodisch nicht gesichert. Für solche Beziehungen können wir doch nur empirische Regeln aufstellen. Wir stellen zuerst Homologien bei Sinnesorganen und Muskeln auf Grund vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Befunde fest. Wir finden dann, daß homologe Organe meist eine homologe Innervierung aufweisen und stellen diese Beziehung auf Grund zahlreicher geprüfter Fälle als Regel auf. Romer (1959) formuliert diese Beziehung richtig, wenn er von der „täglichen Erfahrung" spricht, „daß die Nervenversorgung einer Muskelmasse konstant bleibt und die Innervation somit einen wichtigen Schlüssel für die Feststellung der Identität der Muskeln darstellt". Jede Regel kann aber Ausnahmen haben; sie dann aber der Regel entsprechend zu korrigieren, heißt doch die Methode umkehren. Auch für Nerven müssen wir die Möglichkeit zugeben, daß gelegentlich das Innervationsgebiet eines Organs durch einen anderen Nerven okkupiert wird, also eine Substitution der Innervierung erfolgt. (Vagus im Darmgebiet.) Sicher erfolgt dies bei metameren Organen, d. h. Muskeln, die etwa vom Metamer 7 abstammen, können vom Nervengebiet 6 + 7, 6 oder 8 innerviert werden. Überall, wo Nerven Plexusbildungen vollziehen, ist eine solche Verschiebung der Innervationsgebiete leicht möglich. Das betonen auch Lubosch und Nishi, wenn sie imitatorische Homologie in Betracht ziehen. Oft bleibt aber die ursprüngliche Nervenversorgung selbst bei weiterer Verlagerung eines Muskels bestehen. Diese konservative Beziehung Nerv — innerviertes Organ ist wahrscheinlich auf die Neurobiotaxis zurückzuführen. Die auswachsenden Neuroblasten suchen in der Ontogenese das ihnen zugeordnete Organ durch gerichtetes Wachstum auf, d. h., es besteht irgendeine wohl stoffliche Anziehungskraft durch das Organ. Eine solche Koppelung kann natürlich sehr stabil sein; am ehesten können gleichartige Nachbarorgane, wie sie in metameren Organen vorhanden sind, durch ihre ähnliche Grundstruktur ein Übergreifen der Innervierung ermöglichen.

Die Homologisierung von Hohlräumen spielt in der Systematik und Phylogenie der Tiere eine große Rolle. Wie oft sind Tierstämme gerade nach ihren Hohlräumen benannt worden: Coelenteraten, Coelomaten, Pseudocoelier, Rhynchocoelier, Acoela usw. Wenn man aber diese Hohlräume vergleichend ebenso behandelt wie Organe, ergeben sich merkwürdige Konsequenzen. K. Peter zeigte, daß in der Entwicklung von *Rana temporaria* die Darmhöhle (Gastrocoel) bald aus dem durch die Gastrulation eingestülpten Bezirk, bald durch zusätzliche Aufnahme des Blastocoels entsteht. Die gleiche Art hätte dann 2 sehr verschiedene Darmhohlräume, mit Blastocoel bei manchen Individuen, ohne Blastocoel bei anderen. Bei Phoroniden, manchen Enteropneusten u. a. kommt es vor, daß die Bildungszellen des Mesoderms isoliert in die primäre Leibeshöhle (Blastocoel) ausschwärmen und sich dann zu einem Epithel zusammenschließen, das einen Bezirk des Blastocoels umfaßt. In diesem Falle würde das Coelom aus Teilen des Blastocoels entstehen. Vor solchen Konsequenzen graut jedem Morphologen. In der Tat lassen sich Hohlräume — also sozusagen negative Strukturen — nicht

ebenso homologisieren wie Organe mit ihren positiven Strukturen. Und so sind Hohlräume nur im Zusammenhang mit ihren umgebenden Geweben und ihrer Entstehung charakterisierbar. Das hat auch REISINGER betont. Dann müssen wir aber von einer durch ihr Alter geheiligten Einteilung Abschied nehmen, von der Einteilung der Leibeshöhlen in primäre Leibeshöhle = Blastocoel und sekundäre Leibeshöhle = Coelom, wenn wir diese als morphologische Gebilde betrachten wollen. Schon die übliche Definition der primären Leibeshöhle ist nach zwei verschiedenen Prinzipien gebildet. 1. Primäre Leibeshöhle = Leibeshöhle ohne eigene Epithelauskleidung: diese Definition ist histologisch; 2. Primäre Leibeshöhle = Blastocoel, also der zwischen den Zellen der Blastula liegende Hohlraum, dem seine direkten Derivate anzuschließen wären. Das ist eine ontogenetische Definition. Beide Definitionen decken sich in praxi gar nicht. Leibeshöhlen ohne epitheliale Auskleidung können ganz unabhängig von einem Blastocoel entstehen. Das Coelom wird meist definiert als eine Leibeshöhle, deren Wand von einem eigenen Epithel gebildet wird. Auch das ist eine deskriptiv-histologische Definition. Aber Epithelien können sich leicht in Mesenchym oder Muskelschichten umbilden, das Mesenchym kann Gewebestränge durch die Leibeshöhle senden. Sind diese Derivate eines Coeloms nicht mehr Coelom? Ist andererseits die Leibeshöhle der Nematoden nicht mehr Coelom, weil die Muskelzellen der Außenwand bei den meromyaren Nematoden epithelartig angeordnet sind? Oder ist das sog. Lymphsystem der Trematoden ein Coelom, weil der Hohlraum epithelartig ausgekleidet ist? Außer der oben hervorgehobenen Tatsache, daß Negativstrukturen nicht ebenso behandelt werden können wie Positivstrukturen, ist das Problem der Leibeshöhlen dadurch verwirrt worden, daß eine deskriptiv-histologische, eine ontogenetische und eine morphologische Terminologie durcheinander verwendet wurden. Wir müssen hier zunächst klar sondern.

I. Deskriptiv-histologische Termini

a) Leibeshöhle ohne eigene Wandbekleidung. Die Abgrenzung geschieht durch die normalen Epithelien anderer Organe, meist Ektoderm und Entoderm = Gymnocoel.

b) Der Hohlraum besitzt eine eigene Auskleidung oder liegt innerhalb eines spezifischen Gewebes. Ist die auskleidende Wand ein echtes Epithel, so ergibt sich ein Epitheliocoel, wird der Raum von einer umgekehrt liegenden Zellschicht (also mit der basalen Schicht dem Hohlraum zugekehrt) umschlossen, so ergibt sich ein Endotheliocoel, wie wir es z. B. bei dem primären Blutgefäßsystem finden. Wenn ein Gewebe von mesenchymatischem Charakter den Hohlraum umschließt, erhalten wir ein Mesenchymocoel. Schließlich kann noch Gonadengewebe einen Hohlraum enthalten. Dieser wird als Gonocoel bezeichnet.

II. Ontogenetische Termini

Diese bezeichnen die Art der Entstehung eines Hohlraums während der Ontogenese. Seit langem bekannt und verwendet sind die Ausdrücke:

1. Schizocoel. Der Hohlraum entsteht durch Spaltenbildung im Gewebe.

2. Enterocoel. Der Hohlraum entsteht durch Einfaltung oder Abfaltung von einem anderen Raum, so daß seine Wand gleich bei dem Vorgang gebildet wird. Die Bezeichnung Enterocoel wird im allgemeinen nur für die Abfaltung von Coelomsäcken aus dem Darm bzw. Gastrocoel verwendet. Vielleicht ließe sich der Name auch für andere Hohlraumbildungen durch Einfaltung verwenden, falls ein Bedarf hierfür besteht.

3. Neocoel. Eine neue Bezeichnung muß jedoch noch eingeführt werden für die Fälle, in denen ein bestehender Raum (und zwar meist Gymnocoel) durch hinzutretende Zellen ganz oder teilweise neu abgegrenzt wird. Ich erwähnte schon den Fall, daß gelegentlich (Enteropneusten, *Phoronis*, manche Echinodermen) Coelomhöhlen aus dem Blastocoel dadurch entstehen, daß Zellen, die vom Entoderm ausgewandert waren, sich zu einer abgrenzenden Schicht zusammenfanden. Man könnte auch die Fälle der Delamination bei Cnidariern anschließen, bei denen aus dem Blastocoel durch Abschnürung von Zellen aus dem Blastoderm direkt das Gastrocoel mit dem umkleidenden Entoderm wird. Manche Fälle (Dottersackhöhle bei Säugetieren, Gonocoel bei Teleostiern) stehen zwischen 2 und 3.

III. Morphologische Termini

Eine morphologische Einheit umfaßt alle Strukturen, die homolog sind, mag ihre Form und Entstehung noch so verschieden sein. Phylogenetisch ausgedrückt enthält sie alle Formwandlungen, die ein Ausgangsorgan im Laufe der Evolution erfahren hat. Solche morphologischen Einheiten sind: Schädelknochen, Gliedmaßen, etwa Mandibeln, 1. und 2. Maxillen usw. Die Amnionhöhle der höheren Wirbeltiere ist z. B. eine morphologische Einheit, histologisch ist sie ein Epitheliocoel, ontogenetisch bald ein Enterocoel, bald ein Schizocoel. Der Begriff Coelom ist primär eine morphologische Einheit, histologisch ist es oft ein Epitheliocoel, bisweilen aber ein Mesenchymocoel oder ein Gonocoel, ontogenetisch ist es bald ein Enterocoel, bald ein Schizocoel, bald ein Neocoel.

IV. Funktionelle Termini

Schließlich können Hohlräume noch nach ihrer funktionellen Leistung gekennzeichnet werden. Hierher gehört das „Hämocoel" = Blutgefäßsystem, das morphologisch ein Coelom sein kann, wie z. B. das sekundäre Blutgefäßsystem der Hirudinea; es kann aber ein eigenes System sein (= primäres Blutgefäßsystem), zu dem die meisten echten Blutgefäßräume gehören. Auf eine Klassifikation auf Grund der Funktion will ich hier nicht weiter eingehen.

Die etwas überspitzt anmutende Klassifizierung war notwendig, weil viele Fehlschlüsse aus der Verwechselung der verschiedenartigen Begriffe entstanden. Wie oft wurde ein Hohlraum im Mesenchym als Coelom abgelehnt, weil er nicht von einem eigenen Wandepithel ausgekleidet war. Hier wurde der histologische Begriff Epitheliocoel mit dem morphologischen Begriff Coelom verwechselt. Ein

Coelom kann sehr wohl ein Mesenchymocoel werden! Umgekehrt wurde das „Lymphgefäßsystem" einer Reihe von Trematoden (Paramphistomidae, Cyclocoelidae u. a.) nie als Coelom gewertet, obwohl kanalartige Hohlräume von flachen Mesenchymzellen ausgekleidet werden, also histologisch durchaus manchen Coelomräumen nahestehen. Morphologisch ist es bestimmt kein Coelom.

Fast ebenso große Bedeutung wie den Körperhöhlen ist den Körperöffnungen (Mund, After usw.) in der Morphologie beigemessen worden. Ich erinnere nur an die Protostomia und Deuterostomia, die nach dem verschiedenen Schicksal des Urmundes (Blastoporus) benannt sind. Bei den Protostomia soll der Blastoporus zum definitiven Mund, bei den Deuterostomiern zum After werden. Das ist ontogenetisch in beiden Gruppen nur in einem Teil der Fälle verwirklicht und phylogenetisch sehr zweifelhaft. Mehrfach ist auch Umkehr der Mund- und Afterfunktion angenommen worden. Für die Entstehung des Wirbeltiermundes wurden verschiedene Wege (Paläostoma, Neostoma, Herkunft aus Kiemenspalten) angenommen. Sie ist von A. Dohrn bis Naef viel diskutiert worden (vgl. Dohrn 1875, v. Kuppfer 1890, van Wijhe 1893, Göppert 1906).

Hier sollen nur die Grundlagen für derartige Diskussionen kurz erläutert werden.

1. Ist eine Umschaltung der Funktionen von Mund und After möglich? Kann also aus einem Mund ein After, oder ein After ein Mund werden bzw. aus einer Egestionsöffnung eine Ingestionsöffnung? Die Biologie der rezenten Arten läßt einen solchen Vorgang als durchaus möglich erscheinen. Bei vielen Wassertieren dienen After und Enddarm nicht nur der Ausleitung der Nahrungsreste, sondern es erfolgt ein Einstrom von Wasser, der im wesentlichen der Respiration dient. Eine solche Darmrespiration findet sich in zahlreichen Gruppen: Oligochaeten (Tubificidae, Naididae), Crustaceen (*Leptodora*), Libellenlarven u. a. Bei den Naididen *Dero* und *Aulophorus* umgeben den After sogar bewimperte Tentakel. Solche durchströmten Räume können leicht durch Abfilterung suspendierten Materials sekundär der Nahrungsaufnahme dienen. Dafür bieten die Kiemenhöhlen der Gastropoden und Dekapoden viele und klare Beispiele. Bei den Bivalvia sind sogar die Kiemen als Filterorgane ganz in den Dienst der Ernährung gestellt. Der Eingang in den Kiemenraum wird Ingestionsöffnung für die Nahrung, sie kann röhrenförmig verlängert werden und vom Boden Nahrung aufnehmen (*Macoma*) und schließlich sogar Tiere fressen, z. B. bei der carnivoren Muschel *Cuspidaria*. Prinzipiell ist also die Umbildung eines Kiemenraums in einen Nahrungsaufnahmeraum möglich. Es gibt aber keine klaren Hinweise, daß dieser Weg von einem respiratorischen Enddarm aus beschritten wurde.

Auch die Umwandlung des Mundes in eine Auswurföffnung ist prinzipiell möglich. Oft werden gröbere Teile des Nahrungsmaterials wieder durch den Mund nach außen befördert (Gewölle). Die Funktionen des Afters muß der Mund überall dort übernehmen, wo Enddarm und After sekundär rückgebildet worden sind. Merkwürdigerweise ist dies bei Coelomaten recht oft erfolgt, obwohl ein Grund für die Ausschaltung dieses Teils kaum zu erraten ist. Wir kennen diesen Vorgang bei Rotatorien (*Asplanchna, Ascomorpha*), bei Brachiopo-

den, Opisthobranchiern, Trombidiformes, Ophiurida, manche Asteroidea u. a. Aber auch hier fehlen uns Hinweise, daß je eine Mundöffnung sich völlig in eine Afteröffnung gewandelt hätte.

Allerdings kommen mehrfach neue, sekundäre Öffnungen des Darmtraktus vor, die in ihrer Funktion Afteröffnungen mehr oder weniger ähnlich sein können. Bei Polycladen treten dorsal Reihen von Darmporen bei *Cycloporus* und *Youngia* auf, eine hintere bei *Leptoteredra*. Bei digenen Trematoden können die paarigen Darmschenkel neue Öffnungen nach außen oder in die Harnblase erhalten, die Öffnungen sind paarig oder unpaar. Durchbrüche des Darms nach außen tragen auch die zahlreichen Cerata der Aeolidier.

2. Können Körperöffnungen durch andere Öffnungen ersetzt werden, etwa der Mund durch eine Kiemenöffnung, wie es für Acrania und Wirbeltiere behauptet wurde? Die biologischen Vorstadien für einen solchen Vorgang lassen sich unter den rezenten Arten finden. Die vorderste Kiemenspalte verliert als „Spritzloch" ihre respiratorische Bedeutung. Sie kann dann, wie z. B. bei den Rochen, zu einer Einströmöffnung werden und auch räumlich weit von den respiratorischen Kiemenspalten getrennt werden. Das Spritzloch liegt dorsal hinter den Augen, die übrigen Kiemenspalten ventral. Trotz dieser demonstrierten Möglichkeit reichen die Indizien aus Ontogenie und vergleichender Anatomie nicht aus, um einen solchen Vorgang für die Bildung des Mundes anzunehmen. Jedenfalls hat die Annahme, daß der Vertebratenmund dem Mund der übrigen Deuterostomier homolog ist, z. Z. mehr Wahrscheinlichkeit. Allerdings kennen wir einen gut belegten Fall, in dem die Mundöffnung durch eine andere Öffnung ersetzt wurde. Die höheren Nemertinen (Enopla) haben ihre primitive Mundöffnung verloren, der Darm bricht vorn in den Rüssel durch und mündet mit diesem gemeinsam. Dieser Vorgang wird als solcher nicht nur durch die Ontogenie belegt, sondern auch durch die Lage des ringförmigen Gehirns. Andere Fälle eines Ersatzes des Mundes durch eine andere Öffnung sind mir nicht bekannt. Hierzu sollen nicht die Fälle gerechnet werden, in denen der Mund in die Tiefe verlegt wird und ein angegliederter Vorraum Bereiche der Nahrungsaufnahme übernimmt (Stomodaeum, Mundvorräume der Arthropoden, Eingliederung des Gebietes mit Hypophysenkanal bei gnathostomen Wirbeltieren). Ebenso sind sekundäre Durchbrüche des Darmes zu z. T. afterähnlichen Öffnungen auf wenige Fälle beschränkt (außer den oben genannten Fällen: Öffnungen des Ringkanals bei Medusen, evtl. die Aboralporen der Ctenophoren). Viel häufiger sind sekundäre Öffnungen im Bereich des Genitalapparates, so daß die Homologisierung der Genitalpori oft schwierig ist. Dies beruht darauf, daß alle möglichen Komplikationen hier häufig realisiert sind: Teilung von Öffnungen, Transposition von Öffnungen auf andere Körperstellen, besonders wenn im Endgebiet ursprünglich segmentale Organe (Nephridien) eingebaut sind, Auftreten neuer Durchbrüche oder ganz neuer Ausleitungswege (über den Darm bei manchen Turbellarien und Opheliidae, durch die Haut bei Acrania, manchen Anneliden, Turbellarien). Unter Berücksichtigung aller Schwierigkeiten erscheinen mir heute folgende Annahmen am wahrscheinlichsten: Der Mund und After sind durch Teilung aus dem einheitlichen Mundafter der niederen Metazoen hervor-

gegangen. Hierfür bieten die Protostomier eine Fülle von Indizien: ontogenetische Entstehung von Mund und After aus dem Blastoporus oder Blastoporusgebiet. Wenn der Blastoporus nur eine der Öffnungen bildet, ist es innerhalb der Protostomier zwar meist der Mund, doch gelegentlich der After (*Vivipara*). Auch wenn Mund und After am erwachsenen Tier an entgegengesetzten Enden liegen, entstehen sie meist nahe beieinander an der Ventralseite. Übrigens geht bei Protostomiern wohl in einem hohen Prozentsatz der Blastoporus in keine der beiden Öffnungen direkt über, sondern er schließt sich, und Mund und After treten neben seinem Bereich als neue Öffnungen auf. Diese gut begründete Auffassung ist oft bekämpft worden aus der Annahme, daß die heutigen afterlosen Plathelminthen die primitivsten Bilaterien seien und daher der After der höheren Bilaterien ein sekundärer Durchbruch sein müßte. Eine solche Deduktion ist auf die verfrühte Annahme einer sehr anfechtbaren Hypothese gegründet. Selbst wenn die Plathelminthes viele primitive Charaktere bewahrt haben sollten, so ist der Schluß von einigen Organen auf alle bei rezenten Formen sicher irrtümlich, besonders wenn andere Befunde gegen ihn sprechen (vgl. dieses Heft S. 494 ff.).

Für die Deuterostomier verfügen wir über keinerlei Indizien über die Entstehung von Mund und After aus einer gemeinsamen Öffnung. Der Blastoporus geht in den After über oder verschließt sich (was hier sehr häufig ist). Aber auch in diesen Fällen entsteht der After an oder in der Nähe der Blastoporusregion. Der Mund ist in jedem Falle ontogenetisch eine Neubildung ohne jeden Zusammenhang mit einem Blastoporus oder einem Blastoporusfeld. Der häufig gezogene Schluß, daß infolgedessen der Mund der Deuterostomier nicht dem Mund der Protostomier homolog sei oder gar Protostomier und Deuterostomier aus diesem Grunde getrennt von Coelenteraten abzuleiten seien, ist ganz unsicher fundiert. Nicht jede Organverlagerung muß in der Ontogenese rekapituliert werden, das beweist gerade die oft vom Blastoporus ganz unabhängige Entstehung des Mundes und des Afters selbst bei vielen Protostomiern. Zudem kann eine früher einheitliche ontogenetische Organbildung in 2 oder 3 getrennte Bildungsabläufe zerlegt werden (vgl. hierzu SIEWING). Gerade die Entodermbildung bietet hierfür genug Beispiele. Bei den Tunikaten z. B. bildet das Entoderm zunächst wie bei den anderen Chordaten einen entodermalen Hinterdarm bis zum Blastoporus bzw. Canalis neurentericus. Der definitive After liegt aber dorsal weit vorn. Phylogenetisch ist er, wie es bei sessilen Tieren üblich ist, offensichtlich nur durch eine Wanderung dorthin gelangt. Ontogenetisch wird dieser Vorgang nicht wiederholt, der embryonale Hinterdarm geht zugrunde, ein neuer wächst vom anderen persistierenden Darmbezirk vor und bildet gleich an Ort und Stelle den definitiven After. Ein analoger Vorgang kann auch bei den Deuterostomiern zur Bildung des Mundes an Ort und Stelle geführt haben, ohne daß der phylogenetische Zusammenhang mit dem Blastoporus wiederholt wird. Die Lage des Mundes zur Scheitelplatte und der Telotroch um den Hinterkörper sprechen für diese Gleichsetzung von Mund der Deuterostomier und Mund der Protostomier. Eine Sicherheit bietet das bisherige Material natürlich noch nicht, aber diese Annahme ist z. Z. besser fundiert als alle übrigen.

Schrifttum

Dohrn, A.: Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig (1875).
Ferris, G. F.: The contradictions of the Insect head. Microentomology **12** (1947).
Fürbringer, M.: Morphologische Streitfragen. Morph. Jb. **3** (1902).
Göppert, E.: Die Entwicklung des Mundes, der Mundhöhle und ihrer Organe. In: O. Hertwigs Hdb. der Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere **2**, Teil 1 (1906).
Jacobshagen, E.: Begriff und Formen der morphologischen Homologie. Verh. Anat. Ges. **58** (1924).
Kupffer, K. v.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes etc. Erg. Anat. u. Entwicklungsgesch. **II** (1890).
Lubosch, W., und S. Nishi: Muskelsystem. Allgemeiner Teil. In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch: Handbuch d. vergl. Anatomie **V** (1938).
Naef, A.: Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere 12. Publ. Staz. Zool. Napoli **72** (1926).
Nishi, S.: Muskeln des Rumpfes, Muskeln des Kopfes, Parietale Muskulatur. In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch: Handbuch d. vergl. Anatomie **V** (1938).
Peter, K.: Die Genese des Entoderms bei den Wirbeltieren. Erg. Anat. **33** (1941).
Reisinger, E.: Morphologie der Coelenteraten, acoelomaten und pseudocoelomaten Würmer. Fortschr. Zool. **13** (1961).
Romer, P.: Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg (1959).
Siewing, R.: Über mehrphasige morphogenetische Vorgänge und deren Bedeutung für die Keimblätterlehre. Zool. Anz. **164** (1960).
— Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. Zool. Anz. **170** (1963).
Wijhe, J. W. van: Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des *Amphiocus lanceolatus*. Anat. Anz. Jg. **VIII** (1893).

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Zur Metamerie, Metamerismen und Metamerisation bei Wirbeltieren

Von

Adolf Remane[1]

Mit 3 Abbildungen

(Eingegangen am 30. Januar 1963)

I. Vorbemerkung

Hypothesen sind wichtige Katalysatoren der wissenschaftlichen Arbeit. Jede Hypothese ist zunächst ein Wurf, eine „Übereilung des Verstandes" (Goethe), d. h., von einer schmalen Tatsachenbasis wird die Idee einer umfassenden Erklärungsmöglichkeit gefaßt. Der Hypothesenschöpfer und seine Jünger verfallen meist der Illusion, Hypothese und gesicherte Erkenntnis zu verwechseln. Mit kühner Phantasie gliedern sie eine Fülle von Erscheinungen der Hypothese ein und betrachten oft diese phantasiereiche Zuordnung sehr zu Unrecht als Beweis-

[1] Professor Dr. Adolf Remane, Zoologisches Institut, Kiel, Hegewischstr. 3.

führung. Durch diesen Überschwang an voreiliger Deutung werden nun die Kritiker mobilisiert, die ohne die Hypothesenbildner arbeitslos und untätig verharren würden. Nun haben Kritiker meist ein Haifischgebiß (hiervon nehme ich mich persönlich in manchen meiner Kritiken nicht aus). Und ihre zielgerichtete Attacke zerstört nicht nur die hypertrophischen Auswüchse der Hypothese, sondern frißt sich auch in ihre gesunden Grundlagen hinein. So ist manche teilweise wertvolle Hypothese durch Kritiker mehr zerstört worden, als es ihrer wissenschaftlichen Geltung entspricht. Noch andere Gefahren bedrohen den natürlichen Lebenslauf einer Hypothese. Die Entwicklung einer Hypothese zur anerkannten Theorie oder zur „Tatsache" dauert oft lange. Der erste Anlauf der Beweisführung verläuft rasch; viele noch widerstrebende Tatsachen lassen sich erst ganz allmählich einordnen, oft tauchen neue Schwierigkeiten auf. In diesem Stadium wenden sich viele Wissenschaftler einer neu auftauchenden Hypothese mit Begeisterung zu, auch wenn sie weniger begründet ist als die alte. Sie beseitigt ja zunächst die als lästig empfundenen Schwierigkeiten mit einem Schlage und gibt neuer Phantasie einen breiten Spielraum. Diese Pflegemütter junger, noch hilfloser Hypothesen unterscheiden sich vom Hypothesenbauer meist durch einen Mangel an konstruktivem Denken und durch eine besonders intensive Verteidigung der adoptierten Geisteskinder. Ihre Bedeutung liegt in der Pflege noch unentwickelter Denkmöglichkeiten; die oft neben einer „herrschenden" Hypothese nicht zur Entfaltung und damit zur Überprüfung kommen würden.

Diese menschliche Situation muß bei neuen Diskussionen alter Probleme beachtet werden. Der große Wert von Symposien liegt darin, daß die Situation von verschiedenen Persönlichkeiten dargestellt wird und so durch vielseitige Beleuchtung am ehesten der gegenwärtige Stand sichtbar wird.

II. Metamerie als phylogenetischer Prozeß

Die Theorien über Metamerien setzen meist eine totale Metamerie, die die meisten Organe des Körpers umfaßt, an den Anfang und lassen die späteren, in ihrer Gliederung komplizierten Lebewesen meist durch Reduktion segmentaler Strukturen in bestimmten Körperabschnitten, z. T. mit lokaler Hypertrophie einzelner Organe aus einer primär homonomen Metamerie entstehen. Dabei können übergeordnete Komplexgebilde neu entstehen, die metamere Organe als Teilgebilde dem neuen Ganzen einordnen. Das gilt von der Blüte der Blütenpflanzen, dem Kopf und Thorax der Arthropoden und der Wirbeltiere. Dieses Denkschema vom Schicksal einer Metamerie paßt recht gut auf die Entstehung der heteronomen Metamerie der Arthropoden aus der homonomen der Anneliden, wenn wir von der verschiedenen Situation bei Deutomeren und Tritomeren absehen; es paßt auch annähernd auf die Umbildung der Blüten. Aber Metamerien sind selten nur Umbauten der von vornherein anwesenden metameren Organe. Später neu entstehende Organgruppen können sich sekundär der bestehenden alten Metamerie einfügen. Es sind sekundäre Metamerien (= Metamerismen). Das gilt z. B. von Gelenkfortsätzen der Wirbel (Neurapophysen) bei Wirbel-

tieren, von Borstengruppen bei Arthropoden, Drüsengruppen bei Anneliden usw. Diese sekundären Metamerien können durch sofortige Einfügung der neuen Organserie in den bestehenden metameren Bau erfolgen (Neurapophysen). Sie können aber zuerst in anderen Zahlenverhältnissen auftreten und sich erst sekundär der bestehenden Metamerie angleichen. Dieser Vorgang sei als Metamerisation bezeichnet. Beispiele lassen sich für ihn in Fülle finden. Die Zahl der Hodenbläschen der Hirudinea, die aus Zerteilung eines ursprünglichen Hodens entstanden sind, ist bei vielen Gruppen groß und ihre Verteilung unregelmäßig, z. B. bei *Erpobdella*, bei *Hirudo* sind aber die 9 Paar Hodenbläschen den Körpersegmenten eingegliedert. Der Steinkanal ist bei den Echinodermen primär in der Einzahl vorhanden, bei Crinoiden können aber 5 Kanäle der fünfstrahligen Radiärsymmetrie eingegliedert sein. Das gleiche geschieht bei vielen Echinodermen mit dem gleichfalls primär in Einzahl vorhandenen Gonaden. Bei *Chondrichthyes* ist auf weiten Strecken Wirbelkörperzahl und Wirbelbogenzahl ganz verschieden. Es ist möglich, daß ihre regionale Gleichzahl sekundär ist (Rabinerson). Die Hautknochen der Syngnathiden sind sekundär der Metamerie des Körpers eingegliedert usw.

III. Welche Metamerie können wir für die Ausgangsform der Wirbeltiere annehmen?

a) Grundtatsachen und Fragen

Weitgehend gesichert sind folgende Aussagen:

1. Die Metamerie der Wirbeltiere ist nicht auf die Metamerie der Anneliden zurückzuführen.

2. Die Metamerie der Wirbeltiere verdankt zwei primär unabhängigen Prozessen ihre Entstehung: *a*) der Gliederung des Kiemenbereichs (Branchiomerie); *b*) der Gliederung der Muskulatur und anderer mesodermaler Organe (Myomerie). Der Name Myomerie, der sich nur auf die somatische Muskulatur bezieht, ist aber sicher zu eng gefaßt, da primär noch weitere Organe diesem Metamerie-Komplex angehören (siehe unten).

3. Die Goethe-Okensche Wirbeltheorie des Schädels, nach der bestimmte Knochenzonen des Säugetierschädels einzelne Wirbel repräsentieren, ist in dieser Form sicher falsch. Richtig ist jedoch, daß in den hinteren Teil des Schädels einige Metamere bzw. Wirbelsegmente eingegliedert sind. Die Parachordalia des Schädels gehen so kontinuierlich in die Wirbelanlagen über, daß ihr gemeinsamer Ursprung gesichert erscheint.

Aus diesen Konstatierungen ergeben sich folgende Fragen: Welchen Verlauf nahmen die beiden Metamerien, also Branchiomerie und Myomerie? Wieviel an ihrer heutigen Metamerie beruht auf primären, wieviel auf sekundären Vorgängen? Auf welchem Stadium der Wirbeltierphylogenie erfolgte eventuell eine Gleichrichtung von Branchiomerie und Myomerie im Kopfgebiet und in welchem Ausmaß?

b) Inwieweit können Acrania und Tunicata als Vorstadien betrachtet werden?

Da Branchiomerie und Myomerie schon bei den niedersten Wirbeltieren, den Agnathi, hochentwickelt sind, muß ihr Bildungsprozeß weiter zurückliegen. Um ihn zu rekonstruieren, müssen wir auf die anderen Chordaten, die Acrania und die Tunicata, zurückgreifen. Der Wert dieser Gruppen für die Phylogenie der echten Wirbeltiere wird aber sehr verschieden beurteilt. Auf der einen Seite gibt es Autoren (z. B. BERRIL), die die Tunicata als direkte Vorläufer der Vertebrata ansehen und durch einen pädogenetischen Prozeß die Wirbeltiere aus Tunicatenlarven entstehen lassen, auf der anderen Seite stehen Autoren, die auf die Sondercharaktere der Acrania und Tunicata hinweisen und sie als Zeugen für die Phylogenie der Wirbeltiere ablehnen. Da diese verschiedenen Auffassungen naturgemäß die Ansichten über die Bildung von Branchiomerie und Myomerie beeinflussen, sei kurz die Situation dargestellt.

Wir unterscheiden heute mit Recht primitive und fortschrittliche Merkmale, Arten, Genera usw., da es sicher ist, daß trotz gleichen absoluten Alters aller rezenten Arten die Entwicklung von Arten und Organen in verschiedenem Tempo verlief, so daß primitive und weitentwickelte Formen nebeneinander existieren. Welche Merkmale als primitiv und welche als weiterentwickelt zu betrachten sind, kann nur von Fall zu Fall durch die komplizierte morphologische Methodik erarbeitet werden. Ist das Material spärlich infolge großer Formenlücken im rezenten oder fossilen Material, bleiben unsere Aussagen unsicher, bis wir über reicheres Material verfügen. Aber auch in einem solchen Stadium des Forschens ist es besser, die Denkmöglichkeiten nebeneinanderzustellen und ihren Geltungsgrad abzuwägen als jede Aussage abzulehnen. Daß allerdings rezente Arten oder Gattungen in allen Merkmalen primitiv geblieben und demnach echte lebende Fossilien sind, ist ganz unwahrscheinlich. Rezente Arten werden immer nur in einem Teil der Organe primitiv geblieben sein, in einigen aber spezialisiert, besonders wenn sie sich in ökologische Refugien begeben haben. Die Monotremen sind sicher die bei weitem primitivsten Säugetiere der Jetztzeit mit ihrer Oviparie, ihren bis ans Sternum reichenden Coracoidea, ihrer Interclavicula. Die Reduktion der Dauerzähne und die Ausbildung eines Hornschnabels sind aber sekundäre Abänderungen, die die Monotremen weit vom ursprünglichen Zustand entfernt haben. Wir dürfen also ein lebendes Fossil, wie z. B. *Branchiostoma*, nicht unbesehen in allen Charakteren als Ausgangsform ansetzen, weil wir es als lebendes Fossil betrachten; wir dürfen ihn aber auch nicht in Bausch und Bogen als Repräsentanten einer Ahnenform ablehnen, weil er in einigen Charakteren einseitig weiterentwickelt ist. Wir müssen vielmehr zu präzisieren versuchen, welche Charaktere sekundär abgeändert sind. Hierfür gibt uns der Lebensraum und die Lebensweise eine wichtige Hilfestellung. *Branchiostoma* ist ebenso wie die übrigen Acrania ein hemisessiler Sandlieger, der sowohl beim Schwimmen als auch beim Liegen keine feste Orientierung zeigt. Oft liegt er mit der Rückenseite nach unten. Diese Lebensweise ist sicher nicht die primäre der Wirbeltiere und auch nicht die der Chordaten. Die hemisessile Lebensweise, besonders wenn sie

mit filtrierender Ernährung verbunden ist, führt oft zu einer Reduktion der Sinnesorgane und des Gehirns. Das geringe „Gehirn" der Acrania mit dem Pigmentfleck ist somit kaum primitiv, vielmehr kann eher das größere Gehirn der Tunicatenlarven als primitiv für die Chordaten gelten. Hier ist auch der erste Abschnitt des zweiteiligen Gehirns ein Sinneshirn mit einem Augenbezirk in seiner Gehirnwand, allerdings auch mit einer Statocyste, die dem statischen Sinnesorgan der Wirbeltiere sicher nicht homolog ist. Dieses zweiteilige Gehirn steht dem Vorstadium des Wirbeltierhirns sicher näher als das von *Branchiostoma*. Die Acrania haben die Fähigkeit, schwimmend in schneller Schlängelung des Rumpfes den Sand zu verlassen und sich wieder in den Sand einzubohren. Ganz ähnliches Verhalten finden wir auch bei sandbewohnenden Polychaeten, z. B. Opheliiden (*Ammotrypane*). Arten, die sich in den Sand einbohren, zeigen oft eine Verkleinerung des Vorderendes zu einer Spitze. So ist bei vielen sich einbohrenden Polychaeten das Prostomium am Vorderende relativ sehr klein (*Arenicola, Scoloplos,* Opheliidae, Glyceridae). Die oben angenommene Reduktion am Vorderende von *Branchiostoma* würde also in diese biologische Linie passen. (Umfangreich bleibt das Vorderende bei im Sande bohrenden Formen, wenn es als Schwellkörper dient, wie z. B. bei den Enteropneusten und unter den Polychaeten bei den Psammodriliden.) Weiterhin tritt bei im Sand lebenden Formen mehrfach ein innerer Stützstab auf. P. Ax konnte bei solchen Turbellarien die Umwandlung eines Kopfdarms in ein typisches Stützorgan mit chordoidem Gewebe, also eine Kopfchorda, mit aller Deutlichkeit nachweisen. Die Kopfchorda bei Turbellarien ist natürlich nicht homolog der Kopfchorda (= Stomochord) der Hemichordata, sondern nur analog. Bei den Acraniern ist die Versteifung des Vorderendes durch ein Vorschieben der Chorda dorsalis bis in die Kopfspitze erreicht worden. Der ganze Komplex des vorderen Körperendes ist also bei den Acrania sekundär im Zusammenhang mit der speziellen Lebensweise abgeändert. Hier ist die Situation, wie wir sie bei Tunicata und besonders bei den echten Wirbeltieren finden, die primitivere. In beiden Fällen endet die Chorda nicht am Vorderende, sondern im Vorderkörper und läßt vor allem das vordere Sinneshirn frei. (Die Bezeichnung Urochordata = Schwanzchordatiere für die Tunicata ist z. T. irreführend, wie weiter hinten dargelegt wird.) Auch der große Umfang des Kiemendarms, das Fehlen von Nephridialtrichtern, die ins Coelom münden, und vielleicht der Peribranchialraum der Acrania sind sekundäre Bildungen, die für eine Ausgangsform der Vertebrata kaum in Betracht kommen.

Aber auch die Tunicata einschließlich ihrer Larven haben sicher zahlreiche Sondercharaktere erworben, die für die gemeinsame Ahnenform von Tunicata und Vertebrata nicht angenommen werden dürfen.

Eine z. Z. verbreitete Hypothese führt die Wirbeltiere auf Tunicaten-Larven (Ascidien-Larven) zurück und läßt sie aus ihnen durch Neotenie bzw. Pädamorphose hervorgehen. Ich gebe für diese Auffassung die bildliche Darstellung (Abb. 1), die Romer in dem Buch: „The Vertebrate Story" bringt. An dieser Hypothese ist wahrscheinlich, daß die Deuterostomier zuerst „äußere Strudler" mit bewimperten Tentakeln waren und später „innere Strudler" mit Kiemkorb

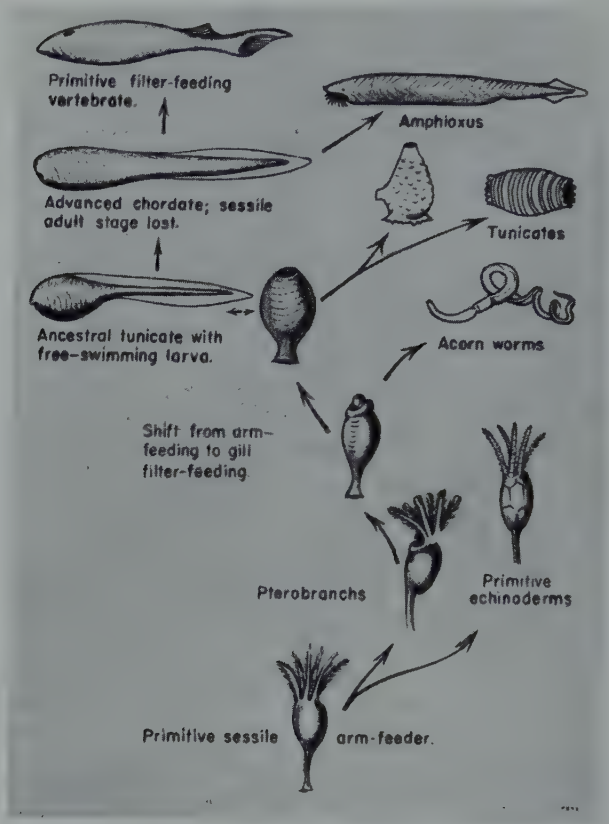


Abb. 1

und Endostyl wurden. Ganz unwahrscheinlich ist aber, daß alle basalen Stämme primär festsitzend waren. Die Art der Festheftung erfolgt nämlich bei Pterobranchiern, Echinodermen und Tunicata mit ganz verschiedenen Körperregionen. Die Pterobranchier heften sich mit ihrem Hinterende ventral des Afters fest; die Cephalodisciden haben dabei nur einen Haftstiel, der sich von der Unterlage lösen und wieder anheften kann. Sie sind also innerhalb und z. T. außerhalb ihrer Röhre noch freibeweglich. Nur die Rhabdopleuridae sind völlig sessil. Die Echinodermen setzen sich jedoch mit dem entgegengesetzten Körperende fest, und zwar mit dem präoralen Protosom. *Cephalodiscus* benutzt diesen Bezirk bereits als präorale Kriechscheibe. Die Tunicata schließlich heften sich mit der postoralen vorderen Bauchregion fest. Hier bilden sich die Haftpapillen bei der Larve, die in ihrer Lage etwa den Haftorganen entsprechen, die bei primitiven Fischen (Actinopterygii), Dipnoern und Anurenlarven auftreten. Mit diesem Vergleich der Haftorgane der Tunicata und Vertebrata soll übrigens nicht eine Homologie beider Strukturen befürwortet werden. Schon innerhalb der Wirbeltiere ist die Homologie der kehlständigen Haftorgane verschieden, in der einen

Linie wird das sezernierende Gewebe vom Entoderm geliefert (Actinopterygii), in der anderen ist es rein ektodermales Gebilde. Diese ganz verschiedene Art der Anheftung macht es nahezu sicher, daß Pterobranchier, Echinodermen und Tunicata (Ascidien) ihre volle Sessilität unabhängig erworben haben. Was die Ableitung der Vertebrata von den Larven (Kaulquappen) der Tunicata betrifft, so ist prinzipiell wichtig, daß neue Stammlinien an den Larvalformen der Ahnen ansetzen können, ein Vorgang, für den oft die Namen Neotenie, Fötalisation und Pädomorphose verwendet wurden. Abgesehen von den bekannten Urodelengattungen *Proteus*, *Typhlomolge* u. a. sind die Cladoceren ein gesichertes Beispiel, eine hohe Wahrscheinlichkeit besteht auch für Archianneliden (Dinophilidae, Nerillidae) und die Rotatorien; oft angenommen, aber noch wenig gesichert ist die Ableitung der Copelata (Appendicularien) von Tunicaten-Larven. Lohmann und Ihle lehnen sie ab. Inwieweit können nun die Tunicaten-Larven als Vorstadien der Wirbeltiere betrachtet werden und inwieweit sind sie sekundär abgeändert? Die Bezeichnung der Tunicaten-Larven als „Kaulquappen" basiert natürlich nur auf einer oberflächlichen äußeren Ähnlichkeit mit den Anurenlarven. Während der Schwanz der Wirbeltiere eine postanale bzw. postblastoporale Bildung ist, ist der Schwanz der Tunicaten-Larve primär präanal bzw. präblastoporal. Morphologisch ist es nur der schlanke verjüngte Hinterrumpf (Abb. 3). Die Anlage des Darmes reicht primär bis zum Hinterende. Dieser Rumpfdarm bleibt aber rudimentär und eine neue Analöffnung bildet sich im Vorderkörper, indem ein neuer Entodermauswuchs in die Kloake durchbricht. Dieser Vorgang gestattet 2 Deutungsmöglichkeiten. *a*) After und der hintere Darmabschnitt der Tunicaten sind auch phylogenetisch Neubildungen. *b*) Viel wahrscheinlicher ist die Auffassung, daß, wie meist bei sessilen Organismen, der After und Enddarm sich in die Nähe der Mundregion begeben haben und dieser phylogenetisch einheitliche Prozeß ontogenetisch in 2 Phasen zerlegt wurde. Die primitive Anlage des Rumpfdarmes wird in der Ontogenie reduziert, Hinterdarm und After werden ontogenetisch an Ort und Stelle neugebildet. Eine zweite Abweichung der Tunicaten-Larve vom ursprünglichen Bau ist die Verlagerung der ventralen Haftpapillen an das Vorderende und die Verlagerung des Mundes an die Dorsalseite. Auch diese Vorgänge hängen mit der sessilen Lebensweise zusammen. Für bewegliche Larven sessiler Tiere, die sich in bewegtem Wasser an einen Festkörper anheften, ist die terminale Lage des Haftapparates am günstigsten. Ferner erfolgt bei sessilen Tieren, die sich irgendwie mit dem Vorderkörper festheften, eine Verlagerung des Mundes von der Anheftungsstelle fort, möglichst an die entgegengesetzte Körperregion. Das gilt in gleicher Weise für Cirripedier, sessile Echinodermen, Bryozoa, Tunicata. Dieser Prozeß ist bei der Tunicaten-Larve bereits teilweise vollzogen. So liegt der Mund in der Nähe der Neuroporus dorsal vom Kiemendarm, der sich mit seinem Endostyl weit vor die Region von Gehirn und Mund erstreckt. Die freischwimmenden Copelata und Salpae haben eine terminale Lage des Mundes. Für die Deuterostomier insgesamt ist eine subventrale Lage des Mundes als primär anzunehmen. Hier liegt er hinter dem vordersten Körperabschnitt, dem Protosom, bei Pterobranchiern, Enteropneusten und den Larven der Echinodermen. Die ähnliche Lage bei Wirbeltieren kann daher

als primär angesehen werden, die abweichende der Ascidien-Larve als sekundär. Noch in einem dritten Bereich sind die Tunicaten auch in ihrer Entwicklung stark abgeändert: im Coelom. Bei Pterobranchiern, Enteropneusten und in der Echinodermen-Entwicklung sind 3 Coelombezirke vorhanden, das Protosom-Coelom (= Axocoel), das Mesosom-Coelom (= Hydrocoel) und das Metasom-Coelom (= Somatocoel). Anzeichen einer solchen Trimerie des Coeloms sind auch bei Acrania und Vertebrata nachweisbar. Bei den Tunicaten ist zwar ein Mesodermstreifen jederseits vorhanden, der durch seine Lagebeziehungen seine Homologie mit dem Mesoderm der Wirbeltiere erweist. Dieser Streifen läßt durch verschiedene Zellgröße zwar einen vorderen und einen hinteren Teil erkennen, er bildet aber kein Coelom, auch nicht in der Entwicklung. Höchstens das spät entstehende Pericard könnte ein letzter Rest sein.

Ersetzen wir bei einer Tunicaten-Larve diese sekundären Abänderungen durch die als primär erkannten Strukturen, so erhält der sog. Schwanz einen Darm an Stelle des degenerierenden Entodermstranges, ihn umgeben Coelomräume. Dadurch wird er zu einem typischen Rumpfteil. Verlagere ich ferner den Mund in die subventrale Lage, das Sinneshirnbläschen an das Vorderende, so entsteht ein Geschöpf, das der typischen Wirbeltierorganisation sehr viel näher steht. Es erübrigt sich dann aber jede Notwendigkeit, die Wirbeltiere an die Tunicaten-Larve anzuschließen und von ihr durch Neotenie abzuleiten. Die gemeinsamen Charaktere beruhen darauf, daß die Tunicaten-Larve viele ancestrale Charaktere der Chordata bewahrt hat (Chorda, Neuralrohr, Sinneshirn), die den erwachsenen sessilen Tunicaten und auch einer Reihe von schwimmenden Tunicaten fehlen.

Ich möchte der in Abbildung 1 dargestellten und eben kritisierten Geschichte der Chordata eine andere gegenüberstellen (Abb. 2). Die Deuterostomier

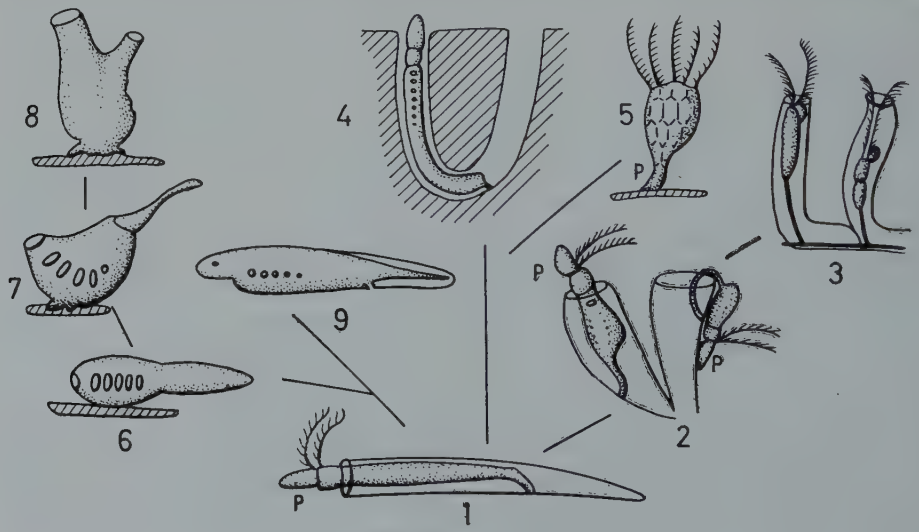


Abb. 2

beginnen hier gleichfalls mit äußeren Strudlern, die tentakelbesetzte Arme tragen. Die postulierte Ausgangsform ist aber nicht sessil, sondern lebt in einer Röhre, in der das Tier sich noch aktiv bewegen kann. Diese Lebensform wurde gewählt, weil sie 1. bei äußeren Strudlern verbreitet ist, 2. bei Pterobranchiern und Pogonophoren vorkommt. Durch Ausbildung von Kiemenspalten entwickeln die Pterobranchier die Möglichkeit, aus äußeren Strudlern unter Reduktion der Tentakel innere Strudler mit umfangreichem Kiemendarm zu werden. Die Linie, die zu den Chordaten führt, intensiviert die freie Beweglichkeit der Ausgangsform zu einem schlängelnden Schwimmen, bleibt aber weitgehend an den Boden gebunden. Die Linie der Tunicata bildet dabei einen Kaulquappen-Typ, d. h. mit einer Konzentrierung der Eingeweide im Vorderkörper und einer Verlagerung der Hauptbewegung auf den Hinterkörper. Ein solcher Formtyp hat sich ja bei Bodenfischen mehrfach entwickelt, z. B. beim Wels (Siluridae), bei der Froschquappe *Raniceps* (Gadidae), bei ähnlichen Formtypen im Felsgebiet sogar mit Haft- und Saugscheibe an der Bauchfläche (*Liparis* u. a.). Die Erwähnung dieser Fische soll natürlich nur eine Vorstellung von der äußeren Form der Vorfahren der Tunicaten vermitteln und keinesfalls direkte Verwandtschaft dieser Teleostier mit Tunicaten befürworten. Eine derartige Lebensweise kann, besonders in felsigen Gebieten, zu voller sessiler Lebensweise führen, wobei der lokomotorisch tätige Hinterkörper rasch reduziert, der Filterapparat vergrößert wird, Mund- und After die bei sessiler Lebensweise übliche Verlagerung von der Anheftungsstelle fort erfahren, Sinnesorgane und Nerven reduziert werden. Von einem solchen auf dem Boden liegenden Stadium können die Copelata direkt abgeleitet werden. Beim Übergang zum Leben im Pelagial schuf der Vorderkörper durch Sekretion einen neuen Seih- bzw. Filterapparat, das bekannte Gehäuse. Der Kiemenapparat wurde vereinfacht, der After ventralwärts verlagert. Der Hinterkörper (Schwanz) behielt zuerst seine lokomotorische Leistung, bei Zunahme des Gallertgehäuses gelangte das ganze Tier in dieses (*Oikopleura*), der Schwanz erzeugt jetzt durch seine Bewegung den Wasserstrom für die Nahrungsaufnahme, behält seine Bewegungsleistung aber, wenn das Tier sein Gehäuse verlassen hat. Natürlich ist die verbreitete Auffassung, daß die Copelata durch Neotenie von Larven sessiler Ascidien abzuleiten sind, ebenso denkmöglich.

Die Wirbeltiere und Acrania behielten offenbar die schlängelnde Bewegung des g e s a m t e n Körpers bei und entwickelten sie weiter, die Acrania drangen dann, wie S. 492/93 erwähnt, in den Sandboden ein und erfuhren damit Rückbildungen (über die Asymmetrie der Jugendstadien vgl. S. 499/500).

c) Die Entfaltung der Branchiomerie

Die Branchiomerie mit ihren Kiemenspalten ist älter als die Myomerie. Das können wir aus dem Vorkommen von Kiemenspalten bei Pterobranchiern, Enteropneusten und Tunicaten schließen. Auch bei paläozoischen Echinodermen (*Cothurnocystis, Ceratocystis, Phyllocystis*) sind Porenreihen vorhanden, deren Deutung als Kiemenspaltenreihe sehr wahrscheinlich ist. Der Kiemenapparat diente primär der Nahrungsaufnahme als Strudel- und Filterapparat. Diese ab-

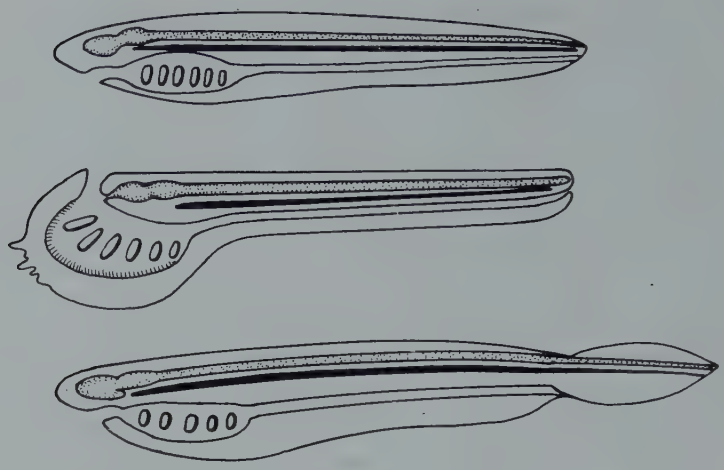


Abb. 3

gefilterten Partikel werden in Schleimbändern dem Darm zugeführt. An der Schleimproduktion beteiligt sich wesentlich das Endostyl = Hypobranchialrinne. Daß diese filtrierende Ernährung auch den echten Vertebrata zukam, wird durch ihr Vorhandensein bei der Petromyzon-Larve (*Ammocoetes*) dargelegt, bei der auch noch das Endostyl als Schleimproduzent wirksam ist, bevor es sich zur Thyreoidea umwandelt. Die Atemfunktion der Kiemenspalten ist bei den Wirbeltieren erst sekundär, ihre Tätigkeit als Filterapparat primär. Der Vorgang verläuft bei den Wirbeltieren also umgekehrt wie bei den Mollusken. Dort kann die Kiemenhöhle, deren Wasser durch Schleimbänder von suspendierten Partikeln gesäubert wird, sekundär durch Verwenden dieser Schleimbänder zur Ernährung zu einem Nahrungsfilter werden (mehrere Gastropoden, z. B. *Crepidula*, Muscheln).

Das Schicksal der Branchiomerie in den einzelnen Gruppen ist schwer darzustellen. Manche Organe formen sich bei verwandten Gruppen in einem gleichgerichteten trend (= Orthevolution Plate). Dann läßt sich ihre Phylogenie in successiven Stufen darstellen. Das trifft für die Entfaltung der Kiemenregion nicht zu, ihre Phylogenie verläuft in merkwürdigen Zickzackkurven. Die Zahl der Kiemenspalten ist zuerst gering (1 Paar bei Pterobranchiern), neue Paare entstehen hinter den ersten. Nach Verlust der Tentakel wird die Zahl rasch vermehrt und die Einzelspalte durch Übergang zur *U*-Form und Aufteilung der Schenkel kompliziert. Die Komplikation kann selbst innerhalb einer Gruppe ontogenetisch und phylogenetisch sehr verschiedene Wege gehen, z. B. bei den Ascidien. Hier unterscheidet man primäre, sekundäre, tertiäre Protostigmata und primäre, sekundäre, tertiäre Metastigmata unter den Kiemenspalten. Die verschiedenen Wege können hier nicht beschrieben werden. Es sei auf die Handbücher verwiesen: J. Huus. Ascidiacea in Kükenthal Handbuch der Zoologie Band V. 2. p. 637, Brien — in Traité de Zoologie. Die Zahl der hintereinanderliegenden Kiemenspalten kann 500 erreichen, die Zahl der nebeneinanderliegen-

den (transversal) gleichfalls 500. Trotz dieser hohen Komplikation des Kiemenkorbes können sie innerhalb der sessilen Tunicaten ohne klar ersichtlichen Grund wieder rückgebildet werden. Bei *Oligotrema psammites* Bourne sind noch Rudimente von Kiemenspalten vorhanden, bei *Hexacrobylus* fehlen sie ganz. Dafür sind die Tentakel um die Mundöffnung vermehrt oder sogar gefiedert. Es muß hier eine tiefgreifende Umstellung der Nahrungsaufnahme erfolgt sein. Übrigens finden wir bei den Muscheln gleichfalls eine Reduktion des Kiemenapparates. Die Poromyidae und Cuspidariidae bilden die Filterkieme zurück und ersetzen sie durch muskulöse Septen. Sie fressen offenbar Würmer. Der Übergang von filtrierender Ernährung zu räuberischer bei den Wirbeltieren ist also nicht ohne Parallele. Alle diese Fälle sind theoretisch wichtig, weil sie zeigen, daß einseitig hochspezialisierte Formen keineswegs in einer Sackgasse leben, sondern die Entwicklung zu ganz anderen Spezialisationsrichtungen beginnen können. Wenn man die ontogenetischen Befunde an Tunicaten phylogenetisch ausdeutet, könnte man für ihre Ahnenform eine geringe Anzahl von Kiemenspalten ansetzen. Es werden überall 1 bis 3 Paar primärer Protostigmata angelegt, und von diesem Stadium divergiert die Entwicklung. Sichere Aussagen sind hier jedoch kaum möglich. Sicher ist, daß im Zusammenhang mit der sessilen Lebensweise innerhalb der Tunicata eine starke Komplizierung der Branchiomerie eingetreten ist.

Große Schwierigkeiten bereitet uns die Deutung der Ontogenese des Kiemenapparates bei den Acrania. Hier entsteht an der Ventralseite, z. T. sogar rechtsseitig eine Reihe von Kiemenspalten, sukzessive von vorn nach hinten. Es sind die 12 bis 15 primären Kiemenspalten. Sie rücken später auf die linke Seite. Neben ihnen entstehen die sekundären Kiemenspalten, die an der rechten Seite bleiben. Ihre Zahl ist geringer, meist 8. Die Vermehrung von der 1. sekundären, die in Höhe der 3. bis 4. primären liegt, erfolgt hinten, z. T. aber auch vorn. Vorn bricht noch eine zusätzliche Spalte durch. Dann erfolgt durch teilweisen Verschluß primärer Spalten die „Symmetrisation", so daß 7 bis 9 Paare entstehen. Dann werden die folgenden Kiemenspalten (tertiäre K.) paarweise nacheinander gebildet. Die Asymmetrie der Acrania-Larven erstreckt sich bekanntlich auch auf andere Organe (Mund, Metapleuralfalten). Zu ihrer Erklärung sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. SEWERTZOFF postulierte ein seitlich dem Boden aufliegendes Stadium, ähnlich dem der Plattfische (Pleuronectiden) in der Phylogenie, GISLEN führte sie auf die Asymmetrie der Carpoidea (paläozoische Echinodermen) zurück, doch kennen wir die Anatomie dieser Formen zu wenig, um einen tragfähigen Vergleich durchführen zu können. Es könnte die Asymmetrie auch mit der spiraligen Drehung während des Schwimmens der Larve zusammenhängen. Bei anderen Tieren mit gleicher Art des Schwimmens tritt eine ähnliche Asymmetrie auf, nicht nur bei den Ciliaten, sondern auch bei den Rotatorien, am stärksten bei den Trichocercidae. Ob aber diese Asymmetrie nur während und für das Larvenleben erworben ist, oder ob sie ein Vorstadium der Acranier-Phylogenie wiederholt, ist ungewiß.

Etwas klarer können wir die Entwicklung der Branchiomerie der Vertebrata übersehen. Die Reduktion der Filterfunktion des Kiemenapparates mit Wim-

pernbewegung entspricht einer Reduktion der Kiemenspaltenzahl am hinteren, aber auch am vorderen Teil des Kiemengebietes. Auch dieser „trend" verläuft nicht geradlinig. Es ist ziemlich sicher, daß Haie mit hoher Kiemenspaltenzahl (*Hexanchus* mit 6, *Heptanchus* mit 7) diese durch neue Addition von 1 bzw. 2 Spalten erworben haben. Sicher ist das für den Rochen *Pliotrema* und dem Teleostier *Eurypharynx* (6 Kiemenspalten). Innerhalb der Vertebrata nehmen die vorderen 4 Paare (Präspirakularspalte, Spritzloch, 1. und 2. volle Kiemenspalte) durch ihre selbständige Innervierung (V_2, VII, IX, X) eine Sonderstellung ein, während alle weiteren vom Vagus (X) gemeinsam innerviert werden.

In dem Problem der Metamerie des Wirbeltierkopfes spielt die Frage, ob die Kiemennerven dorsalen Spinalnerven entsprechen oder nicht, eine wichtige Rolle. Der Bau dieser beiden Nerven ist recht verschieden. Doch muß bedacht werden, daß mit der Umstellung der Branchialregion vom Filterapparat zum respiratorischen beweglichen Kiemenkorb ganz neue Anforderungen an die Kiemennerven gestellt werden. Die Entwicklung der Kiemenmuskulatur erfordert eine Verstärkung der motorischen Komponente, in den echten Spinalnerven verschwindet die motorische Komponente in den dorsalen Nerven bzw. Nervenwurzeln schließlich völlig. Sie ist bei primitiven Vertebrata noch vorhanden! Hier ist also eine divergierende Entwicklung offensichtlich. Ein weiteres neues Element der Kiemennerven sind die Äste, die die Seitenlinienorgane innervieren (Lateralis-System). Wir kennen kein Homologon dieses Sinnessystems unterhalb der Vertebrata. Es entsteht aus Plakoden des Kopfgebietes, und die Seitenlinienorgane des Rumpfes entstehen aus Gewebe, das vom Kopf aus in den Rumpf vorwächst. Auch die Lateralis-Äste der Kiemennerven sind also Zutaten, die nur im Kopfgebiet gebildet wurden. Wichtig sind die Kiemennerven der Acrania. Es sind ohne Zweifel dorsale Spinalnerven. Sie sind wie alle ursprünglichen dorsalen Spinalnerven gemischt. Wichtig ist auch der Befund, daß in den Nerven der Acrania noch bipolare Ganglienzellen vorhanden sind (JOHNSTON). Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß sich eigene Ganglien in ihnen entwickeln konnten. Diese beiden Phänomene, die Sonderanforderungen an die entwickeln konnten. Diese beiden Phänomene, die Sonderanforderungen an die Kiemennerven bei den Wirbeltieren und die Gleichheit der Kiemennerven mit den übrigen dorsalen Spinalnerven bei den Acrania, machen m. E. eine primäre Gleichheit beider Nerven auch bei den Wirbeltieren sehr wahrscheinlich. Es ist auch schon versucht worden, die Struktur der Einzelnerven bei den Acraniern über die der Cyclostomen mit der der übrigen Wirbeltiere zu verknüpfen (AYERS). Der Versuch, bestimmte Nerven, etwa den Vagus oder Trigeminus, bei den Acrania aufzufinden, muß aber vorläufig als hoffnungslos bezeichnet werden. Sicher haben hier Umkonstruktionen stattgefunden, deren genauer Ablauf schwer zu erforschen ist.

d) Die Entfaltung der Myomerie

Allen Deuterostomia außerhalb der Chordata fehlt eine Myomerie. Sie ist daher wahrscheinlich erst bei den Chordata entstanden. Ich hob bereits hervor,

daß die Bezeichnung Myomerie zu eng gefaßt ist. Außer den somatischen Muskelplatten folgen aber die ersten Nephridialorgane, die Anlagen des mesodermalen Stützgewebes (Sclerotome), sowie die Dermatome, also kurz alle Organe, die aus den Somiten und den Segmentstielen hervorgehen, der Metamerie. Die Sclerotome bleiben bei den Acrania bis zum erwachsenen Stadium metamer angeordnet, die Nephridien und Myomeren noch bei niederen Wirbeltieren. Es handelt sich also keineswegs um eine einfache Muskelgliederung, die aus einer Schlängelbewegung leicht abzuleiten wäre, sondern um eine umfassende Organgliederung. Auch die Auffassung, daß diese Gliederung sich von dem erst beweglich gewordenen Schwanzteil nach vorn geschoben habe, ist kaum zu begründen. Der als Schwanz bezeichnete Hinterkörper der Tunicaten-Larve ist, wie auf S. 495 erwähnt wurde, viel eher eine Sonderbildung der Tunicaten als ein Vorstadium der Wirbeltiere. Die 7 bis 12 hintereinanderliegenden Muskelzellen, die im Schwanz der Copelaten jederseits den Muskelstrang bilden, sind keine Myomerie, die der der Wirbeltiere vergleichbar ist. Bei den Acrania ist nun die Organmetamerie noch umfassender. Die Gonaden sind ihr eingegliedert, und in der Ontogenese legen sich nicht nur die dorsalen Teile des Coeloms (die Somiten) metamer an, sondern die gesamten Coelomhöhlen. Nun ist in der Phylogenese eine Auflösung von Septen zwischen den Coelomsegmenten sehr viel häufiger, als eine neue Gliederung eines erst einheitlichen Coelomhohlraumes durch Septen (Dissepimente). Es besteht also eine viel größere Wahrscheinlichkeit für die Auffassung, daß bei den Vorfahren der Wirbeltiere eine weitgehende Organmetamerie vorlag, die 1. den gesamten Körper mit Ausnahme eines vordersten Kopfabschnittes umfaßt, 2. nicht nur die Muskelplatten, sondern auch Nephridien, Sclerotome und Coelomsäcke umfaßte. Diese Auffassung erhält noch eine Stütze durch die Ontogenese der Cyclostomen. Nach den Untersuchungen von DAMAS sind bei den Embryonen von *Petromyzon* (DAMAS) die Coelomhöhlen voll getrennt, wie bei Branchiostoma. Die bindegewebigen Trennungswände (Dissepimente) werden aber aufgelöst, bevor die Kiementaschen gebildet werden. Das spricht sehr für die ursprüngliche Metamerie aller mesodermalen Organe, die vom Coelomepithel gebildet werden.

e) Inwieweit erfolgte eine Metamerisation von Branchiomerie und Myomerie?

Branchiomerie und Myomerie geraten in Raumkonflikt, wenn die Kiemenspalten und ihre zugeordneten Organe die seitliche Körperwand besetzen. Sie engen dabei das Coelom auf enge Kanäle zwischen den Kiemenspalten ein (Acrania) und lassen der somatischen Muskulatur in diesem Gebiet keine Entfaltungsmöglichkeit. Mit der sukzessiven Ausdehnung der Kiemenspalten erfolgt also eine fortschreitende Verkleinerung des Myomerengebietes. Es bleibt dorsal der Kiemenregion im besten erhalten. Ventral der Kiemenregion liegen bei Wirbeltieren Muskeln, die von Myomeren der h i n t e r e n Kiemenregion durch Fortsatzbildung diesen Raum besetzen.

Wie verhalten sich aber die Branchiomeren und Myomeren in ihrer Metamerie, soweit sie im gleichen Körperbezirk liegen? Für die Beantwortung dieser Frage ist das Verhalten der Acrania von besonderer Bedeutung. Hier haben, zu-

mindest in der Region der 14 ersten Kiemenpaare, alle beteiligten Organe eine Gleichheit der Metameren erreicht, d. h., Kiemenspalten, Nephridien, dorsale Spinalnerven = Kiemennerven, Myomeren, ventrale Spinalnerven, Sclerotome, Leibeshöhlenabschnitte sind gleichsinnig metamer angeordnet. In der Ontogenese tritt hier die Coelomgliederung früher auf als die Kiemenspalten. Diese zeigen nun von vornherein eine Gleichheit der Anordnung, da die Kiemenspalten in den Septen zwischen den Coelomsäcken vorwachsen. Die Nephridien, die bei Wirbeltieren zunächst eng an die Myomerie gebunden sind, münden bei den Acrania in den dorsalen Kiemenspaltenbezirk, folgen also der Branchiomerie, die hier aber mit der Myomerie gekoppelt ist.

Diese Tatsachen legen es nahe, auch für die Wirbeltiere eine einheitliche Gliederung aller metameren Organe im Vorderkörper als Ausgangszustand anzuerkennen. Die Harmonie zwischen Branchiomerie und Myomerie kann durch die Umbildungen der Kiemenspalten von einem Strudelorgan zu einem Pumporgan gestört worden sein. Der neue Einbau von Muskulatur und Skelett brachte neue Raumanforderungen, besonders wenn, wie bei den Cyclostomen, die Kiemenspalten außerdem noch sackartig erweitert wurden. Infolgedessen beansprucht nunmehr jedes Kiemenspaltengebiet einen größeren Bereich der Längsrichtung, so daß die Gleichzahl von Myomeren und Branchiomeren im Vorderkörper verlorenging. Erleichtert wurde eine derartige Verschiebung des Kiemengebiets durch das Schwinden der Scheidewände zwischen den Coelomhöhlen. Trotz der prinzipiellen Verschiedenheit von Branchiomerie einerseits, Myo-, Nephro-, Sclerotomomerie andererseits ist es daher doch möglich, für den Wirbeltierkopf von einer einheitlichen Segmentierung auszugehen, natürlich mit Ausnahme des vorderen Kopfabschnittes mit Telencephalon und Diencephalon und wohl auch der hinteren Kiemenspalten von der 3. an, also von dem Bereich, der nicht direkt, sondern tributär vom Vagus versorgt wird.

Schrifttum

Ax, P.: Ein chordoides Stützorgan des Entoderms bei Turbellarien. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **46** (1957).

Ayers, H.: Concerning Vertebrate Cephalogenensis. J. Morph. **4** (1890).

Berril, N. J.: Studies in Tunicata development. Part III. Differential retardation and acceleration. Philos. Trans. Roy. Soc. London B **225** (1935).

Damas, H.: Recherches sur le développement de *Lampreta fluviatilis*. Arch. biol. **55** (1944).

Gislen, T.: Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. Zool. Bidr. Uppsala **12** (1930).

Ihle, J. E. W.: Desmomyaria. Hdb. Zool. **5** ed. W. Kükenthal u. T. Krumbach (1935).

Johnston, J. B.: The cranial and visceral ganglia and the visceromotor roots in *Amphioxus*. Biol. Bull. **9** (1905).

Lohmann, H.: Tunicata, Appendicularia. Hdb. Zool. **5**, ed. W. Kükenthal u. T. Krumbach (1933/34).

Plate, L.: Allgemeine Zoologie, I, II. Jena (1922).

Rabinerson: Anat. Anz. **59**, **60** (1925).

Sewertzoff, A. N.: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena (1931).

Diskussions-Voten zur Metamerie des Wirbeltier-Kopfes

Von

J. Kälin[1]

(Eingegangen am 2. Februar 1963)

I. Über den Ursprung der Wirbeltiere

Eine direkte Ableitung der Gnathostomata von den Ostracodermi scheint mir unmöglich, weil diese ein Kombinat von Merkmalen aufweisen, das gegenüber den Gnathostomen eine divergente Evolution verrät, die kaum in ihrer Gesamtheit phyletisch-reversibel war (Panzer der ossa investientia im „Kopf"-Bereich, Ausdehnung des Kiemen- und Filter-Apparates über die eigentliche Kopf-Region hinaus usw.). Die Stammgruppe der Cyclostomata dürfte kaum dem Typus der heute bekannten Osteostraci entsprochen haben; andernfalls wäre es auch nicht unwahrscheinlich, daß das „Mund-Skelett" gewisser Osteostraci (z. B. *Pteraspis vogti* Kiaer) sich in Elementen des aktiven Nahrungs-Erwerbes der Cyclostomata erhalten hätte. Dafür liegen aber keine Indizien vor.

II. Zur Frage der Metamerie

Sehr problematisch ist auch die Zahl der prämandibularen Somiten bei den Ur-Vertebraten. Die Mund-Öffnungen der Wirbeltiere sind von sehr unterschiedlicher morphologischer Bedeutung, wobei nach Naef folgende Verhältnisse zu unterscheiden sind: der gewöhnliche Wirbeltier-Mund ist ein Diplostoma, entstanden aus der Verschmelzung von einem Paar Kiemenspalten. Bei *Branchiostoma* liegt eine nur linksseitige Bildung vor, ein Laeostoma, dessen rechtsseitiges Homologon vielleicht die kolbenförmige Drüse ist. Der unpaare Tunikaten-Mund entspricht nach Naef einem Paar verschmolzener Präoralporen samt ectodermaler Einstülpung (homolog der Hypophyse). Naef bezeichnet deshalb den Tunikaten-Mund als Hypostoma. In allen diesen nicht homologen Mundöffnungen liegen letztlich spezialisierte Kiemenspalten vor.

Die Beziehungen zwischen der Anordnung der Flossenradien und den Myomeren in den Flossen der Fische kann sehr verschieden sein. Das mahnt auch zur Vorsicht in der Beurteilung der Branchiomerie. Funktionelle Gegebenheiten scheinen in der Phylogenese die Branchiomerie auf einer Grundlage zu verwirklichen, die sehr verschiedenartige sekundäre Zuordnungen der Branchiomere zu den Metameren möglich macht. Die Relationen zwischen den segmentalen Flossengliederungen und der Metamerie sind mannigfaltig. So schieben sich bei *Scylium* die 22 bis 25 Knospen von 11 Myotomen auf eine Strecke von 5 Myotomen zusammen. Jedes Myotom liefert 2 Muskelknospen. Bei *Acipenser*

[1] Professor Dr. J. Kälin, Zoologisch-vgl.-anatomisches Institut der Universität, Freiburg (Schweiz).

dagegen entspringt aus einem Myotom nach MOLLIER und KRYZANOWSKY eine Primär-Knospe für die Flossen-Oberseite, aus welcher eine Sekundärknospe für die Unterseite hervorwächst. Mit der Plexus-Bildung der Flossen-Nerven wird durch Anastomosen auch das Zellmaterial der Knospen mannigfaltig verschränkt und die einzelnen Myomere treten so zu mehreren Neuromeren in Beziehung.

Bemerkungen zu dem Vortrag von Siewing

Von

KONSTANTIN VON HAFFNER[1]

(Eingegangen am 4. Dezember 1962)

Wenn von einer Cephalisation bei den Polychaeten überhaupt die Rede sein kann, so sind es jedenfalls nur die ersten Anfänge einer solchen. Die auf das Prostomium folgenden Segmente können ihre Parapodien verlieren, in manchen Fällen auch die Cirren, sie können miteinander und dem Prostomium verschmelzen (Sylliden), es kann sogar das Ganglienpaar des ersten somatischen Segments verschwinden (*Hyalinoecia*), aber es schließen sich k e i n e Ganglien somatischer Segmente dem im Prostomium gelegenen Oberschlundganglion an. Insofern besteht zwischen polymeren Würmern und Arthropoden ein wesentlicher Unterschied.

Der Herr Vortragende ist der Meinung, daß die Arthropoden monophyletisch entstanden sind. Ich bin der Meinung, und der Herr Vortragende scheint diese Meinung zu teilen, daß die Monophylie sämtlicher Articulaten (polymere Würmer + Arthropoden) wahrscheinlich ist. Das schließt aber die Möglichkeit nicht aus, daß die Mandibulaten einerseits, die Cheliceraten andererseits aus verschiedenen primitiven Articulaten („Proarthropoden") hervorgegangen sind. Die Ausführungen des Herrn Vortragenden haben mich hinsichtlich der Monophylie der Mandibulaten überzeugt, hinsichtlich der Cheliceraten nicht ganz. Neue Untersuchungen müßten zeigen, ob die vom Vortragenden vertretene Meinung oder die hier angedeutete Möglichkeit begründeter ist.

[1] Professor Dr. K. von Haffner, Zoologisches Institut, Hamburg 13, von-Melle-Park 10.

Diskussionsbemerkung zum Vortrag von Herrn Prof. Starck

(Anschließend an die Bemerkungen von Herrn Prof. REMANE über den Stammbaum der Deuterostomier und die Fraglichkeit sedentärer Frühstadien)

Von

RUPERT RIEDL[1]

(Eingegangen am 10. Dezember 1962)

Im Zusammenhange mit dem von Herrn Prof. REMANE eben verworfenen Deuterostomier-Stammbaum möchte ich zum Problem der Deuterostomie und zur Frage der Theorienbildung je eine Frage anschließen.

Ad 1. Sollen wir uns den Entwicklungsvorgang, der den Deuterostomiern den Namen gibt, caenogenetisch erklären (*a*), etwa als eine Häufung von Analogien in der Gruppe? Dann würde dieselbe das deutlichste der sie verbindenden Merkmale verlieren. Oder soll man im Urmund-Anus-Wechsel eine phylogenetische Rekapitulation vermuten (*b*)? Dann müßten wir Gründe — in der Ebene einer Theorie — für diesen Umstand vorzubringen versuchen.

Wird letzteres beabsichtigt, dann würde die sedentäre Lebensweise der hypothetischen, ancestralen Deuterostomier einigen Erklärungswert besitzen. Diese Annahme würde z. B. in einfacher Weise die Vorstellung hinsichtlich einer Umkehrung des Nahrungsweges stützen können, für die Interpretation der nur bei den Deuterostomiern (hier aber gehäuft) auftretenden Kiemenporen, evtl. sogar deren Beziehung zum Deuterostomium verwendet werden können.

Ad 2. Theorien, die es mit der Erklärung der Deuterostomie versuchten, ist man mit großer Stetigkeit ablehnend gegenübergestanden. Gewiß ist dafür das sehr geringe Material verantwortlich zu machen, auf welches sie sich zu stützen vermögen. Soll man daraus aber die Regel ableiten, auf Gedankenbrücken, müssen sie über sehr weite, leere Räume gespannt werden, ganz verzichten zu müssen? Das entspräche nicht dem Prinzip der wissenschaftlichen Theorienbildung, die jede Spannweite zuläßt und nur dann verlangt, die Theorie aufzugeben, wenn sich eine bessere bietet.

Scheint es doch, daß wir uns leere, selbst von Theorien nicht überbrückte Stellen nicht einräumen sollten, wo wir sie doch (unausgesprochen) nirgend zulassen, wenn wir uns (selbst) ein Gesamtbild zu machen versuchen.

---

[1] Universitätsdozent Dr. R. Riedl, I. Zoologisches Institut der Universität, Wien I, Dr.-Karl-Lueger-Ring 1.

Diskussionsbemerkungen zum Vortrag von Herrn Prof. Remane Zur „Homologie peripherer Nerven"

Von

H.-J. Müller[1]

Herr Professor Remane hat in seinem Diskussionsbeitrag betont, daß „die Innervierung ein gutes Hilfsmittel für Homologisierungen liefert", weil „homologe Organe meist eine homologe Innervierung aufweisen". Vor Anwendung dieser Methode muß also geklärt werden, unter welchen Bedingungen eine Innervierung als homolog angesehen werden kann.

Bei der Festlegung eindeutiger Kriterien für die Homologie peripherer Nerven muß beachtet werden, daß der Vergleich von Nerven unter verschiedener Fragestellung erfolgen kann:

I. Für die Beurteilung der Organisation des Nervensystems und seiner Evolution ist es von Interesse, zu wissen, ob sich die peripheren Nerven *eines* Individuums durch eventuell vorhandene Ähnlichkeiten oder Differenzen in definierte Gruppen ordnen lassen.

II. Für die Beurteilung der Organisation bestimmter taxonomischer Einheiten steht der Vergleich einander entsprechender Nerven bei Individuen *verschiedener* Arten im Vordergrund der Betrachtung.

III. Für funktionelle Untersuchungen schließlich wird nicht so sehr der periphere Nerv in seiner Eigenschaft als morphologische Einheit, sondern eher die Leitungsqualität der in ihm verlaufenden Neurone mit spezifischer funktioneller Aufgabe bewertet werden.

Es ist daher zu untersuchen, welche Eigenschaften peripherer Nerven sinnvoll als Kriterium ihrer Homologie bei den verschieden gestellten Zielen benutzt werden können. Periphere Nerven lassen sich u. a. kennzeichnen durch

a) ihr peripheres Innervationsgebiet,
b) ihren Verlauf und ihren Verzweigungsmodus,
c) ihre Austrittsstelle aus dem Zentralnervensystem,
d) ihre funktionelle Komponenten.

Morphologisch identisch sind zweifellos Nerven, die in allen genannten Eigenschaften übereinstimmen. Es zeigt sich jedoch, daß sehr häufig vergleichbare Nerven in dem einen oder anderen Kennzeichen voneinander abweichen. Wir müssen in diesen Fällen entscheiden, ob derartige Nerven noch als homolog angesehen werden können oder nicht. Das bedeutet aber, daß wir eine Bewertung der genannten Merkmale vornehmen müssen. Welche von ihnen sind für einen Nerven wesentlich, welche sind von untergeordneter Bedeutung?

Gehen wir davon aus, daß ein Nerv eine Verbindungsstruktur darstellt und seine Bedeutung allein in der Innervierung der zugeordneten Peripherie

[1] Dr. H. J. Müller, Anatomisches Institut, 6 Frankfurt/Main, Ludwig-Rehn-Str. 14.

liegt, so ergibt sich zwanglos, daß für die Beurteilung seiner Homologie seinem peripheren Innervationsgebiet das größte Gewicht zuerkannt werden muß. Zum anderen ist bekannt, daß die Funktion nicht als Homologiekriterium gewertet werden kann, daher sind die funktionellen Komponenten eines Nerven für seine Homologie unerheblich. Die Bedeutung der topographischen Beziehungen eines peripheren Nerven für die Feststellung seiner Homologie muß dagegen für jeden Einzelfall entsprechend der Zielsetzung der Untersuchung gesondert geklärt und bewertet werden. So kann z. B. bei der Untersuchung der Gliederung der Kaumuskulatur das periphere Endgebiet der Trigeminusäste nicht als Kriterium ihrer Homologie herangezogen werden, weil ja gerade diese Peripherie nach ihrer Innervierung durch homologe Nervenäste gegliedert werden soll. Die Homologie der Nervenäste muß also durch andere Kriterien, wie Verlauf und Verzweigungsmodus, gesichert werden.

An zwei weiteren Beispielen seien vorstehende theoretische Erwägungen erläutert und überprüft. Vergleicht man die peripheren Nerven bei einem Säugetier, so erkennt man ihre deutliche Trennung in die beiden Gruppen der Kiemendarmnerven und der Spinalnerven, die sich klar in ihrem peripheren Innervationsgebiet, in ihrem Verzweigungsmodus und in ihrer Austrittsstelle aus dem Zentralnervensystem unterscheiden (s. Diskussionsbemerkung Starck). In ihren funktionellen Komponenten stimmen sie teilweise überein. Dieser Befund ist jedoch kein Argument gegen die Feststellung, daß Kiemendarmnerven und Spinalnerven nicht homolog sind.

Ein Vergleich des N. vagus und seiner Äste bei Tylopoden und Ruminantia (Müller, Z. Anat. Entw. Gesch. 123, 1962) ergab, daß der N. laryngeus inferior bei den verglichenen Tieren ein Ast des N. vagus ist, die gleiche zugeordnete Peripherie (innere Kehlkopfmuskeln) versorgt, aber einen anderen Verlauf nimmt. Er entspringt bei Tylopoden aus einem absteigenden Ast des N. vagus, während er bei allen anderen Säugetieren als Endast des N. recurrens den Kehlkopf erreicht. Diese Befunde lassen vermuten, daß die topographischen Beziehungen zwischen dem auswachsenden N. laryngeus inferior und den Kiemenbogenarterien, welche den Aortenbogen und die A. subclavia dextra bilden, in der frühen Entwicklung bei Tylopoden andere sind als bei den übrigen Säugetieren. Dieser Unterschied kann auf einer abweichenden Entwicklung der Nerven, aber auch auf einer differenten Entwicklung des Gefäßsystems beruhen. So lange in Ermangelung geeigneter Befunde die Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten nicht getroffen werden kann, muß die Beurteilung der Homologie des N. laryngeus inferior der Tylopoden offenbleiben. Dagegen reichen die gemeinsamen Merkmale (zugeordnete Peripherie und Ursprung aus dem N. vagus) aus, die Nn. laryngei inff. aller Säugetiere als Branchialnervenäste zu identifizieren. Sie gehören damit der gleichen Nervengruppe an und sind in ihrer Eigenschaft als Branchialnerv oder Ast eines solchen einander homolog.

Schlußwort

Von

D. Starck[1]

(Diskussionsbemerkung zu Herrn Remane)

In folgenden Punkten stimme ich Herrn Remane zu: 1. Die Metamerie der Wirbeltiere (Branchiomerie und Myomerie) verdankt zwei voneinander unabhängigen Prozessen ihre Entstehung. 2. Der Kiemendarm mit Kiemenspalten ist älter als die Myomerie. 3. Die Myomerie führt weiter als nur zu einer segmentalen Gliederung der Muskulatur, sie führt zu einer segmentalen Gliederung der Leibeswand. Die Aussage, daß noch weitere Organe primär dem Myomeriekomplex angehören, scheint mir jedoch in dieser allgemeinen Fassung nicht gesichert. Es bestehen Anhaltspunkte dafür, daß die Sclerome wie die segmentale Anordnung der peripheren Leibeswandnerven und -gefäße sekundäre Folgeerscheinungen der Myomerie sind. Die Frage der Gliederung des Urogenitalsystems bleibt noch unter Diskussion (s. Vortrag Starck).

Wesentliche Meinungsunterschiede bestehen in der Deutung des peripheren Nervensystems. Die von Herrn Remane am Beispiel der Leibeshöhle durchgeführten Betrachtungen sollten auch in sinngemäßer Weise bei der Analyse des peripheren Nervensystems angewandt werden (s. hierzu Diskussionsbemerkung Müller). Insbesondere kann der Nerv nicht als isoliertes Gebilde, sondern nur mit seiner „Umgebungsstruktur", d. h. in diesem Falle im Zusammenhang mit Zentrum und Peripherie gedeutet werden. Ein anderes Problem ist die Kennzeichnung des Nerven „nach seinen funktionellen Leistungen", sie betrifft die Zusammensetzung eines gegebenen Nerven aus verschiedenen Faserkomponenten.

Es ist unbestritten, daß Branchialnerven und Spinalnerven bei Cranioten zum Teil vergleichbare Faserkomponenten führen. So kommen Neurone der allgemeinen Hautsensibilität und vegetative Neurone in beiden Nervenarten vor. Geschmacksneurone — ähnlich wie die Lateraliskomponenten ein später Neuerwerb der Cranioten — sind bisher mit Sicherheit nur aus Branchialnerven bekannt. Eine eindeutige Definition von Spinalnerv und Branchialnerv auf Grund der Faserkomponenten ist nicht möglich. Eine klare Kennzeichnung beider Nervengruppen ist nur bei Berücksichtigung der zugehörigen Peripherie durchführbar (Spinalnerv: Leibeswand. Branchialnerv: Darmwand).

Wir bezeichnen im folgenden Leibeswandderivate als „somatisch", Darmwandderivate als „visceral". Aus dieser Definition ergibt sich, daß die Begriffe „visceral" und „vegetativ" scharf auseinander gehalten werden sollten. Selbstverständlich enthält die Leibeswand auch Gebilde (Gefäße, Drüsen), die vegetativ innerviert werden müssen, und erhält dementsprechend afferente und

[1] Professor Dr. D. Starck, Anatomisches Institut, 6 Frankfurt/Main, Ludwig-Rehn-Str. 14.

efferente vegetative Nervenfasern. Leibeswandnerven führen aber keine Darmnerven (visceral sensu stricto).

Hierzu kommen weitere Kriterien, die die Einordnung zusätzlich ermöglichen können: a) Das Austritts- (bzw. Eintritts-) Verhalten am Zentralnervensystem. Spinalnerven: zwei Wurzeln, dorsales und ventrales Austrittsareal. Branchialnerven: eine Wurzel, Austritt und Eintritt lateral. b) Verzweigungsmodus. Auf Grund der peripheren Areale erweisen sich bei Cranioten Branchialnerven und Spinalnerven als stets verschieden.

Die Verhältnisse bei *Branchiostoma* sind nicht in das Craniotenschema einzuordnen. Die Aussage von Herrn REMANE: „Die Kiemennerven der Acrania sind ohne Zweifel dorsale Spinalnerven" stützt sich wohl auf die Betrachtung der Faserkomponenten, die für die funktionelle Kennzeichnung wichtig sind, aber keine Aussage über die Zuordnung des Nerven zu Spinal- oder Branchialnerven gestatten. Abgesehen von diesem grundsätzlichen Einwand sind unsere Kenntnisse über die Innervation des hochspezialisierten Kiemendarmes von *Branchiostoma* (VAN WIJHE, VAN DER STRICHT, FRANZ, AYERS) derart unsicher und lückenhaft, daß die Zuordnung der Nerven von *Branchiostoma* zu den beiden Gruppen nicht durchführbar ist. Auch die ventralen Wurzeln führen nach AYERS eine „splanchnische" Komponente. Es scheint mir zweckmäßiger, von Branchialnerven und Spinalnerven erst dann zu sprechen, wenn eindeutige Kriterien zur Unterscheidung nachweisbar sind (Cyclostomata). Auch Herr REMANE hebt mit Recht hervor, daß das Kopfende von *Branchiostoma* sekundär stark abgeändert sei. *Branchiostoma* führt uns leider in der Deutung des peripheren Nervensystems der Craniota nicht weiter. Die Annahme, daß an der Wurzel des Craniotenstammes eine Neuordnung des Nervensystems vorkam, die erst die Differenzierung echter Branchial- und Spinalnerven ermöglicht, scheint mir gerechtfertigt.

Legen wir die zuvor dargelegten Homologiekriterien zugrunde, so ergeben sich sehr erhebliche Bedenken gegen die Gleichsetzung von dorsalen Spinalnervenwurzeln mit Branchialnerven. Diese Tatsachen im Zusammenhang mit der von Herrn REMANE anerkannten prinzipiellen Verschiedenheit von Branchiomerie einerseits, Myomerie andererseits, gestatten es meines Erachtens nicht, eine einheitliche Segmentierung des Wirbeltierkopfes zu postulieren. Wie problematisch auch Herrn REMANE die Vorstellung von einer Harmonie zwischen Branchiomerie und Myomerie erscheint, ergibt sich aus der Tatsache, daß er die Möglichkeit einer einheitlichen Segmentierung des Wirbeltierkopfes nur für den Bereich zwischen vorderem Kopfabschnitt (mit Tel- und Diencephalon) und der dritten Kiemenspalte gegeben sieht.

Auf zwei weitere Punkte, die nur indirekt mit dem erörterten Fragenkomplex verbunden sind, sei schließlich noch eingegangen. Herr REMANE hebt hervor, daß das zweiteilige Gehirn der Tunicatenlarven dem Vorstadium des Wirbeltierhirnes näher steht als das *Branchiostoma*gehirn, mit dem offenbar nur das rostrale Pigmentbläschen gemeint ist. Die Sonderstellung des Tunicaten-

und *Branchiostoma*gehirnes, die sicher keine vollständige Homologie mit dem Wirbeltierhirn zuläßt, ist unbestritten. Die wichtige primäre Zweigliederung des Hirnes ist aber auch bei *Branchiostoma* deutlich nachweisbar, wenn auch äußerlich, entsprechend der Gesamtform des Zentralnervensystems, weniger auffällig als bei Tunicaten. Hinter dem rostralen Bläschen folgt die Zone der „JOSEPHschen" Zellen, die zweifellos eine Gruppe besonderer Assoziationselemente (Gehirnzellen) darstellen und als spezialisierter, übergeordneter Hirnabschnitt (Ganglion) zu bewerten sind (ROHDE, FRANZ, VEIT). Diese Gliederung ist auch im Hinblick auf die Wirbeltiere von großer Bedeutung, wenngleich eine Homologie im einzelnen selbstverständlich nicht durchführbar ist.

Schließlich hat Herr REMANE darauf hingewiesen, daß die Beziehung zwischen Nerv und innerviertem Organ wahrscheinlich auf „Neurobiotaxis" zurückzuführen sei und daß „wohl eine stoffliche Anziehungskraft durch das Organ" anzunehmen sei. Der Begriff „Neurobiotaxis" (C. U. Ariens KAPPERS) bezeichnet das Phänomen, daß auswachsende Neuroblastenfortsätze durch Erregungsabläufe in bereits vorhandenen Bahnen gerichtet werden können. Es betrifft also im wesentlichen Vorgänge, die die innere Ordnung der Strukturen im Zentralnervensystem herbeiführen. Bisher ist es nie gelungen, experimentell derartige Phänomene exakt zu beweisen. Auch die zur Begründung der Neurobiotaxis angeführten morphologischen Befunde werden in Zweifel gezogen (WERNER 1952). Die Anlockung auswachsender Nervenfasern durch stoffliche Wirkungen bestimmter peripherer Areale (*Neurotropismus* als Sonderform des *Chemotropismus,* CAJAL, FORSSMANN) wurde oft angenommen. Bisher gelang kein überzeugender Beweis für das Vorkommen eines derartigen Neurotropismus. Gegen alle Experimente, die zum Nachweis des Neurotropismus vorgenommen wurden, sind schwerwiegende methodische Einwände vorgebracht worden. Hingegen deuten zahlreiche exakte Versuche darauf hin, daß das Auswachsen der Nervenfasern nicht durch chemotrope Effekte, sondern durch andere Faktoren (Kontaktführung durch Ultrastruktur des Substrates) geleitet wird (s. hierzu P. WEISS 1939).

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Manfred Gersch, Jena, Erbertstraße 1. Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8. Fernsprecher 2 78 36. — Veröffentlicht unter Nr. 1342 des Presseamtes beim Vorsitzenden des Ministerrates der Deutschen Demokratischen Republik

Satz und Druck: (IV/5/1) Paul Dünnhaupt, Köthen. — L 126/63